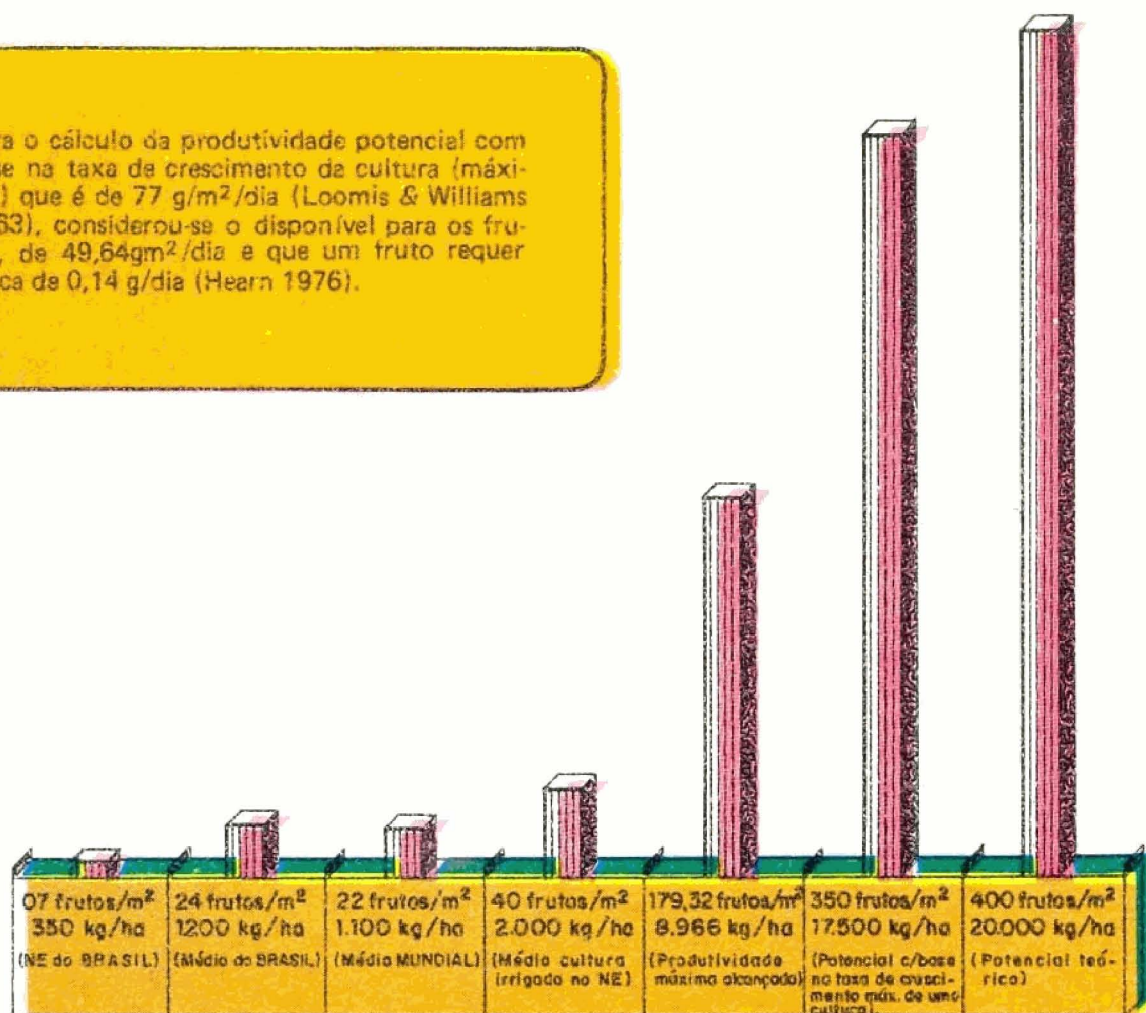




Para o cálculo da produtividade potencial com base na taxa de crescimento da cultura (máxima) que é de $77 \text{ g/m}^2/\text{dia}$ (Loomis & Williams 1963), considerou-se o disponível para os frutos, de $49,64 \text{ g/m}^2/\text{dia}$ e que um fruto requer cerca de $0,14 \text{ g/dia}$ (Hearn 1976).



Representação esquemática da produtividade real de algodão em caroço do algodoeiro herbáceo em várias situações e a potencial, considerando uma população de 100.000 plantas/ha, arranjo de plantio, $1,0 \times 0,1 \text{ m}$, e peso de 1 capulho de 5,0g.



Ministério da Agricultura, Abastecimento e Reforma Agrária - **MAARA**
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - **EMBRAPA**
Centro Nacional de Pesquisa do Algodão - **CNPA**
Campina Grande - PB

**DEFASAGEM ENTRE AS PRODUTIVIDADES REAL
E POTENCIAL DO ALGODOEIRO HERBÁCEO:
LIMITAÇÕES MORFOLÓGICAS, FISIOLÓGICAS
E AMBIENTAIS**

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão
Demóstenes Marcos Pedrosa de Azevêdo

**Campina Grande, PB
1993**

EMBRAPA - CNPA, Documentos, 39

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à
EMBRAPA - CNPA

Rua Osvaldo Cruz nº 1143 - Centenário

Caixa Postal 174

Telefone (083) 341 - 3608

Telex (083) 3213

58107-720 - Campina Grande, PB

Tiragem: 500 exemplares

Comitê de Publicações:

Presidente: Raimundo Braga Sobrinho

Secretária: Maria José da Silva e Luz

Membros: Demóstenes Marcos Pedrosa de Azevêdo

Emídio Ferreira Lima

José de Alencar Nunes Moreira

José Mendes de Araújo

José Wellington dos Santos

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão

Raul Porfírio de Almeida

Roseane Cavalcanti dos Santos

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa do Algodão (Campi
na Grande, PB).

Defasagem entre as produtividades real e potencial
no algodoeiro herbáceo: limitações morfológicas, fisio
lógicas e ambientais, por Napoleão Esberard de Macêdo
Beltrão e Demóstenes Marcos Pedrosa de Azevêdo. Campi
na Grande: 1993.

108p. (EMBRAPA-CNPA. Documentos, 39).

1. Algodão herbáceo - Fisiologia Vegetal. 2. Algodão
herbáceo - Ecofisiologia. 3. Algodão herbáceo - Fisio
logia da Produção. I. Beltrão, N.E. de M. II. Azevêdo,
D.M.P. de. III. Título. IV. Série.

CDD 633.51

(c) EMBRAPA, 1993

DEFASAGEM ENTRE AS PRODUTIVIDADES REAL E POTENCIAL NO ALGODOEIRO HERBÁCEO: LIMITAÇÕES MORFOLÓGICAS, FISIOLÓGICAS E AMBIENTAIS

RESUMO: Neste trabalho são discutidos e analisados, isolados e conjuntamente, os fatores referentes a própria planta do algodão herbáceo (*Gossypium hirsutum* L. r. *latifolium* Hutch.) envolvendo aspectos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos, além de fatores extrínsecos de natureza ambiental que limitam a produtividade real econômica desta malvácea. Potencialmente o algodoeiro herbáceo teria condições de produzir cerca de 17,5 t/ha de algodão em caroço, provenientes de aproximadamente 350 frutos maduros/m², considerando-se o peso médio de um capulho de 5,0g e taxa de crescimento da cultura no máximo possível para os fitossistemas (77g/m²/dia), com disponibilidade para o crescimento dos frutos de 49,6 g/m²/dia. Entre os fatores limitantes da planta do algodão destacam-se, como externos, a geometria do dossel cultural, extremamente planofilar, com coeficiente de extinção da luz maior ou igual à unidade, as formas das folhas, a distância vertical entre os trofófilos e a própria área foliar, em especial dos macrófilos frutíferos. Com referência aos fatores internos da planta do algodão, que limitam a produtividade econômica, destacam-se o não sincronismo entre o grande período de crescimento do fruto (dreno útil do ponto de vista econômico), em especial as fibras e as sementes e a plenitude fotossintética das folhas, atingida bem antes das necessidades dos drenos, a baixa taxa de translocação de fotossintatos das fontes para os drenos, com acumulação de amido nos cloroplastos, a elevada taxa de fotorrespiração (cerca de 38% de fotossíntese), o alto ponto de compensação de CO₂, cerca de 70 ppm, a alta competição entre a assimilação do CO₂ e redução do nitrito dentro dos cloroplastos, com menor eficiência na utilização do nitrogênio, a baixa taxa de regeneração da ribulose fosfato no ciclo de Calvin, a baixa atividade da ribulose 1,5 - difosfato carboxilase e a pequena longevidade dos

trofófilos (59 a 70 dias). No que tange aos fatores limitantes externos, tem-se como principal o atual nível de CO₂ da atmosfera, cerca de 330 ppm. Em função dos retromencionados fatores limitantes, até o presente o máximo obtido em termos de produtividade de algodão em caroço foi de 8.966 kg/ha, considerando-se o emprego maximizado de todos os insumos, como fertilizantes, inseticidas, água, sementes de elevada linhagem etc., e fatores de produção envolvendo os edáficos e os climáticos, com o atual nível de CO₂ da atmosfera.

Termos para indexação: **Gossypium hirsutum latifolium**, taxa de crescimento da cultura, fotossíntese, respiração, fotorrespiração, trofófilos, dossel vegetal, balanço de assimilados, bioquímica do metabolismo, limitações incontroláveis do crescimento e desenvolvimento.

POTENTIAL AND ACTUAL YIELD OF UPLAND COTTON: MORPHOLOGICAL, PHYSIOLOGICAL AND AMBIENTAL LIMITATIONS

ABSTRACT: In this paper we discuss and analyse isolate and concurrent factors, related to the upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.r.*latifolium* Hutch.). These factors comprehend morphological, physiological and biochemical aspects as well as extrinsical ambiental factors which restringe the real economic yield of this malvaceae.

Considering the production of 350 bolls/m², the average boll weight of 5.0g and the crop growing rate, at the highest possible for the phytosystems (77 g/m²/day) and the availability for the fruit growth of 49.6 g/m²/day, the upland cotton has the potential to produce about 17.5 t/ha of seed cotton. Among the limiting external factors of the cotton plant we distinguish: The geometry of the crop canopy which is extremely planophylar, with the light extinction coefficient higher or equal to the unity; the leaves form; the vertical distance between the assimilation leaves and the leaf area, especially of the fructiferous macrophilus. With respect to the internal factors we distinguish the lack of synchronism between the large period of fruit growth (useful drain from the economic point of view) especially the fibers and seeds as well as the photosyntetic plenitude of the leaves which is reached before the drains; the low rate of photosyntetic translocation from the source to the drains, with starch accumulation in the chloroplast; the high photorespiration rate (near 38% of the photosynthesis); the high CO₂ compensation level (around 70 ppm); the high competition between CO₂ assimilation and nitrite reduction within the chloroplast, with lower efficiency in the nitrogen utilization; the low rate of ribulose phosphate regeneration in the Calvin cicle; the low activity of ribulose 1.5 diphosphate carboxilase and the short longevity of the assimilation leaves (50 to 70 days). Concerning the

external limiting factors the most important is the CO₂ level in the atmosphere (about 330 ppm). Because of the above mentioned limiting factors, the maximum yield of seed cotton obtained so far was 8.966 kg/ha, considering the maximum use all the input such as fertilizers, insecticides, water, seed of higher lineage etc., and the edaphic and climatic factors plus the current CO₂ level at the atmosphere.

Key Words: **Gossypium hirsutum latifolium**, growth rate, photosynthesis, respiration, photorespiration, assimilation leaves, crop canopy, level of assimilation, metabolism biochemistry, not controllable limitations of growth and development.

SUMÁRIO	Pág.
I. INTRODUÇÃO	008
II. CONSIDERAÇÕES GERAIS:	
. Conceitos fundamentais, Princípios mesológicos, Fatores de Produção e sua Otimização, conside- rando os fatores limitantes controláveis	009
III. FATORES LIMITANTES RELACIONADOS COM A MORFOLOGIA, A ORGANOGRAFIA E A ARQUITETURA DO ALGODOEIRO HER- BÁCEO	020
IV. FATORES LIMITANTES RELACIONADOS COM A FISIOLÓGIA E A BIOQUÍMICA DA PLANTA DO ALGODOEIRO HERBÁCEO..	035'
V. FATORES LIMITANTES RELACIONADOS COM AS CONDIÇÕES DO AMBIENTE	050
VI. CONSIDERAÇÕES HOLÓTICAS ENVOLVENDO FATORES DA PLAN- TA (Organográficos, bioquímicos e fisiológicos) e DO AMBIENTE.....	057
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	095

I. INTRODUÇÃO

Entre os fitossistemas eucarióticos, indubitavelmente o algodoeiro herbáceo (*Gossypium hirsutum* L.r. *latifolium* Hutch.) é um dos mais complexos, apresentando idiossincrasias morfológicas, organográficas, fisiológicas e bioquímicas que praticamente o fazem ser bastante singular entre as plantas cultivadas. Sem hiperbolismo, trata-se de uma planta possuidora de vários tipos de anfoterismo, enclausurando diversos apanágios que pertencem a tipos diferentes de grupos vegetais. Do ponto de vista de reprodução sexuada, em especial as taxas de autogamia e alogamia, o algodoeiro é considerado planta de autofecundação; no entanto, a taxa de cruzamento pode chegar a mais de 50% (Niles & Feaster, 1984), tendo variedades e raças como o algodoeiro mocó (*G. hirsutum* L. r. *marie galante* Hutch.) que apresenta ao ser autofecundado, a depressão endogâmica, tendo redução na capacidade de produção e na qualidade da fibra (Moreira et al., 1975). Isto tem permitido que venha se explorando a heterose no algodão, com a síntese de híbridos intra e interespecíficos bem mais produtivos e de qualidade de fibra melhor que os pais (Meredith Jr., 1984; Niles & Feaster, 1984), a semelhança das espécies alógamas, como é o caso do milho (*Zea mays* L.).

No que tange aos aspectos morfológicos, o algodoeiro herbáceo é extremamente complexo, pois apresenta pelo menos dois tipos de ramificações monopodial e simpodial, sendo que as primeiras se desenvolvem a partir de gemas situadas no plano axilar das folhas, e as segundas, via hipnoblastos localizados nas axilas foliares (Gridi-Papp, 1965; Mauney, 1984; Pérez & Mendonza, 1990), coexistindo dois tipos de macrófilos, os frutíferos, ou subtendidos, e os do ramo, do tronco ou vegetativos, ambos denominados verdadeiros, as folhas cotiledôneas e os prófilos (Hearn & Constable, 1984; Mauney, 1984), apresentando estrutura foliar planofilar, com coeficiente de extinção da luz extremamente elevado, igual ou maior que a unidade (Hearn, 1967), o que condiciona a ser uma planta ineficiente na captura e utilização da radiação solar.

Considerando os aspectos fisiológicos e bioquímicos dos processos anabólicos e catabólicos, o algodoeiro também é bastante complexo pois, apesar de apresentar metabolismo fotossintético C_3 (Benedict, 1984), com elevada taxa de fototranspiração (Hesketh, 1967) é uma planta heliófila, não se saturando em condições de campo, mesmo com o máximo da radiação solar, correspondente a cerca de 110.000 lux ou cerca de 1,3 cal/cm²/min ou 2.000 μ E/m²/s (Baker et al., 1975 e Larcher, 1975), apresentando, no entanto, crescimento inicial muito lento, taxa de crescimento da cultura (CGR) baixa de 15 a 20 mg/m²/dia (Hearn & Constable, 1984) e elevado consumo de água para produção de matéria seca, cerca de 646g de H₂O / g de matéria seca (Briggs & Shantz, 1914), valor típico de plantas fotossinteticamente ineficientes.

Além das limitações de ordem morfológica, organográfica, fisiológica e bioquímica que ocorrem na planta do algodoeiro, há limitações externas como o nível atual de dióxido de carbono da atmosfera, cerca de 330 ppm (Krizek, 1986), aumentando na taxa de 0,8 ppm/ano, que reduzem a fotossíntese e a produção biológica e econômica desta planta. Neste trabalho objetivou-se colocar, analisar e discutir os fatores limitantes da produção biológica e econômica do algodoeiro herbáceo, dividindo-se em intrínsecos, inerentes à própria planta, considerando aspectos morfológicos, organográficos e fisiológicos, alguns passíveis de controle, a médio e longo prazos, via aumento do conhecimento científico e extrínsecos como o teor de CO₂ da atmosfera, chamados, neste opúsculo, de incontornáveis, considerando-se a otimização dos demais fatores de produção e insumos, aqui chamados de fatores controláveis.

II. CONSIDERAÇÕES GERAIS

II.a. Conceitos fundamentais, princípios mesológicos, fatores de produção e sua otimização, considerando-se os fatores limitantes controláveis

O algodoeiro herbáceo como qualquer outra planta para o seu crescimento, acompanhado por variações na forma e na atividade fisiológica, pela diferenciação, envolvendo o alongamento e a divisão celular (Street & Opik, 1974) e o desenvolvimento do tipo heteroblástico, que engloba a morfogênese e a própria diferenciação celular, necessita de vários fatores do substrato, incluindo o carbono proveniente do CO_2 atmosférico, o oxigênio e o hidrogênio da água (Mengel & Kirkby, 1979) e a luz essencial para os processos fotoenergéticos como a fotossíntese e os processos de fotoestímulo (Best, 1962).

Todas as plantas, em especial as cultivadas, das quais o homem depende direta e indiretamente para sua sobrevivência, estão submetidas aos chamados princípios mesológicos. O primeiro deles e, sem dúvida, transcendente, é o chamado "lei do mínimo", formulada em 1840 pelo alemão Justus Von Liebig para os nutrientes minerais, que dizia que a produtividade de qualquer cultura está limitada pelo fator que estiver na menor quantidade. Em 1910, o conceito da lei do mínimo de Liebig foi ampliado para todos os fatores de produção, por Taylor, na Inglaterra (Mota, 1976). Antes disto, Blackman (1905) desenvolveu a teoria dos "fatores ótimos e limitantes", considerando a velocidade em que as reações são processadas, afirmando que "quando um processo, como por exemplo a fotossíntese (Figura 1), está condicionado, em relação a sua velocidade, por vários fatores separados, a taxa em que o processo se desenvolve está limitada por aquele que atua mais lentamente." Na Figura 1a podem ser observados a resposta da fotossíntese à intensidade de dois fatores, o teor de CO_2 da atmosfera e a intensidade luminosa, segundo a teoria de Blackman (1905), denotando-se os pontos de paralisação, chamados de "resposta de Blackman". Logo depois, em 1909, Mitscherlich, famoso cientista alemão, verificou que as relações entre os fatores de produção, em especial para os nutrientes minerais existentes no solo e a ele adicionados, e a produtividade das culturas não eram de natureza linear e, sim, curvilínea e complexa (Mitchell, 1970). De acordo com Mitscherlich, o que ocorre entre o aumento da produtividade e a adição de determinado nível de um fator de produção é o

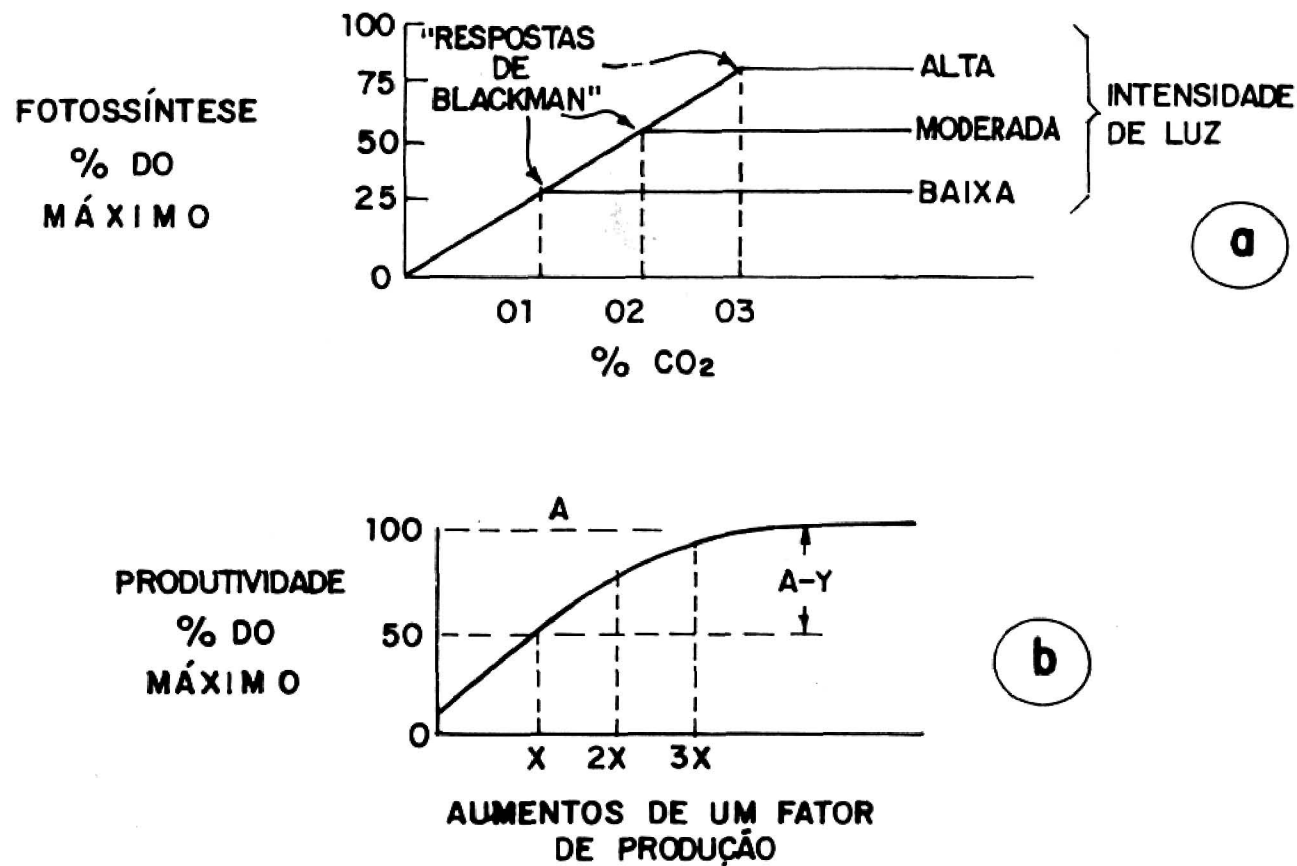


FIGURA 1 - Relacionamento entre os fatores de produção e as respostas das plantas. **a** - Respostas de Blackman para a fotossíntese, dependentes do nível de CO₂ e luminosidade. **b** - Lei dos acréscimos decrescentes de Mitscherlich. De Mitchell (1970).

é o chamado "aumento não proporcional" ditado pela equação $dy/dx = c(A - Y)$, onde dy é o incremento da produtividade devido ao incremento do fator de produção dx , sendo x o fator de produção, A a produtividade máxima possível, considerando-se os fatores de produção controláveis em quantidades otimizadas, y é a produtividade obtida após a adição de uma determinada quantidade do fator x , e c é uma constante de proporcionalidade que depende da natureza do fator de crescimento. Para nutrientes minerais, utilizando-se unidades relativas, com $A = 100$, C assume o valor de 0,301 (Mitchell, 1970). Na Figura 1b pode-se observar a representação gráfica da equação de Mitscherlich, denotando-se que a cada incremento do fator x (de crescimento), o aumento na produtividade é menor, até tornar-se nulo.

Outro princípio mesológico extremamente importante para os estudos das relações ecofisiológicas nos agroecossistemas, em especial os cotonícolas, é o holocenotismo ambiental, postulado por Karl Friederick em 1927 e examinado e explicado por Cain, segundo Mota (1976). Por este princípio não há barreiras entre os fatores do meio, envolvendo os de produção, estando as plantas condicionadas simultânea e coletivamente, por todos os fatores do meio, em qualquer tempo específico. Deste modo, ocorrem interações complexas entre os fatores do meio e algumas respostas das plantas e as variações das intensidades de cada um dos fatores do ambiente são incomensuráveis. Algumas das interações surgidas são conhecidas, porém incontroláveis, umas são desconhecidas do homem, à luz do atual nível de conhecimento, e outras são parcialmente conhecidas e controladas. O terceiro princípio mesológico, de natureza extremamente drástica, é o dos fatores desencadeadores, centralizados na intimidade dos ecossistemas e dos agroecossistemas, os quais causam danos irreversíveis, como a erosão drástica do solo. Na tentativa de aglutinar as diversas teorias formuladas, inclusive a de Livingston, dos "limites fisiológicos", onde para cada função vital há um ponto máximo e outro mínimo em relação a qualquer fator condicionante, além dos quais cessa a função, Odum (1969) afirma que as plantas estão condicionadas, sob condições naturais, por três classes de forças: quantidades e variabilidade dos

materiais dos quais têm necessidades mínimas, fatores físicos que atuam como críticos e limites de tolerância das próprias plantas (euri ou esteno) aos fatores do meio.

Além da complexidade dos fatores do meio, que podem ser simples ou de efeitos múltiplos sobre os fitossistemas, em especial os eucarióticos, ocorre a compensação de fatores, quando um fator, considerado limitante, pode ser compensado por outro, como o caso da altitude que pode ser substituída pela latitude, e a precipitação pluvial em parte pelo orvalho (Mota, 1976).

Muitos fatores simples, como a água, e complexos em seus efeitos sobre as plantas, influenciando em outros fatores básicos (água, luz, CO_2 e nutrientes) podem ser considerados, dependendo de suas concentrações, como limitantes. Mitchell (1970) divide os fatores limitantes em dois grupos, nos que afetam diretamente, reduzindo a produtividade das culturas, como as plantas daninhas, pragas e doenças quando estão presentes e num segundo grupo, como nutrientes, populações de plantas e água (Figura 2) que limitam os rendimentos das culturas quando não estão em quantidades ótimas. Na verdade, um fator como ervas daninhas limita os rendimentos das culturas em função de outros, como a competição pelo substrato ecológico envolvendo água, luz, CO_2 e nutrientes e pela alelopatia, em um complexo chamado de interferência, e em geral, as respostas das plantas em termos de produtividade econômica ou agrícola são limitadas por mais de um fator em escassez, inclusive com suas interações. Por outro lado, um fator como compactação do solo (Figura 2), envolve vários outros como a renovação da massa gasosa do meio edáfico, incluindo o oxigênio, vital para a respiração das raízes das plantas, a condutividade térmica e hidráulica, a densidade aparente do solo., que, individual e coletivamente, interferem no crescimento e desenvolvimento das plantas.

À luz do conhecimento atual da agricultura, envolvendo todas as ciências que diretamente interferem, como a edafologia (física, química, biologia e bioquímica dos solos), a fitologia (fisiologia, organografia, morfologia, ecologia, anatomia, etc.) e as ciências atmosféricas e outras como bio

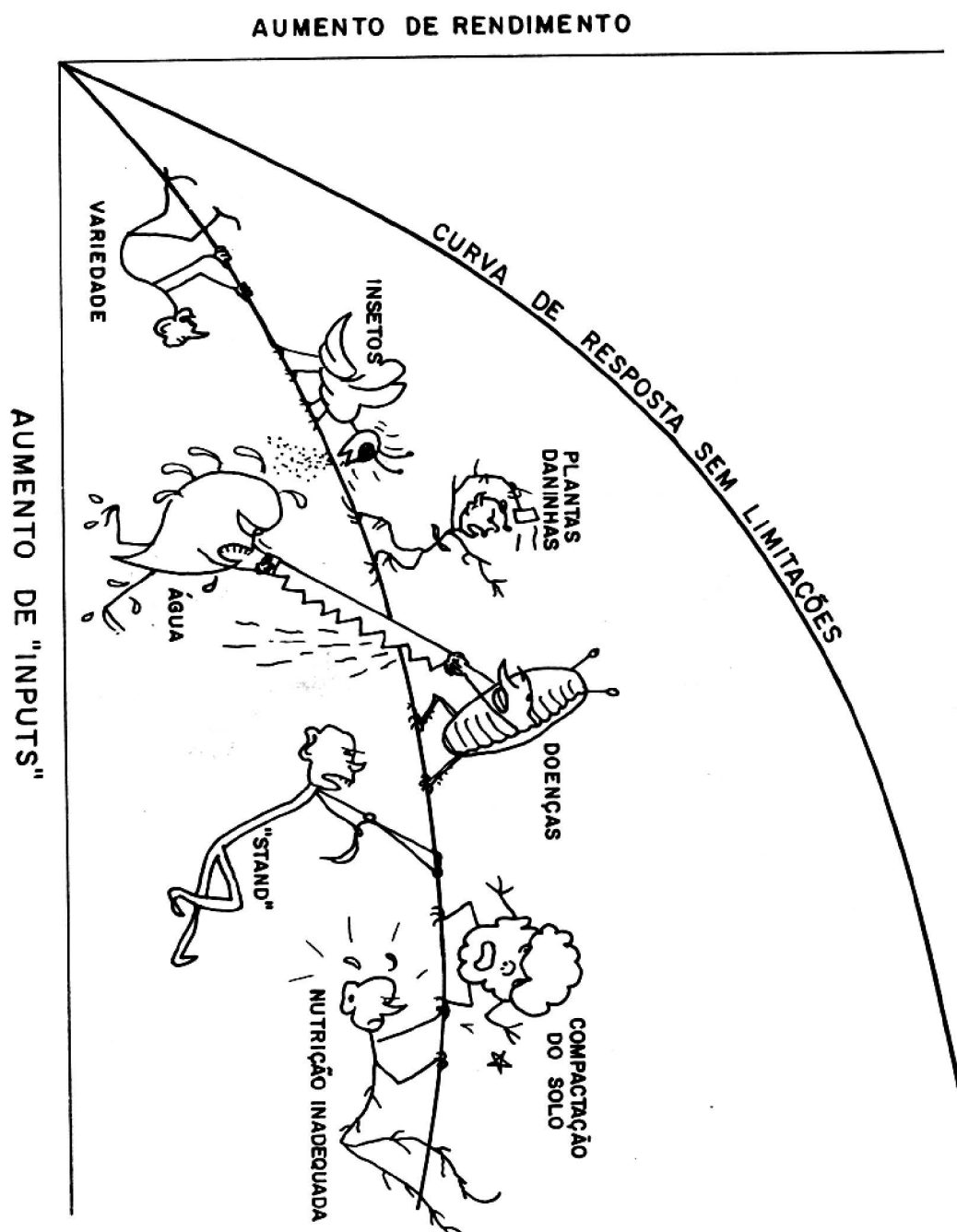


FIGURA 2 - Alguns dos fatores limitantes da produção das culturas. De American Potash Institute, 1960, citado por Mitchell (1970).

química de plantas, ecofisiologia etc., e com o uso correto dos insumos, como cultivares melhoradas, indicadas para cada local/região, fertilizantes e corretivos do solo, inseticidas e herbicidas, todos englobando dosagens, tipos, modos e épocas de aplicação, água no caso da irrigação, turno de regas etc., bem definidos em sincronia com as condições ambientais e a otimização, envolvendo quantidade ideal aplicada, forma de aplicação, turno de regas bem definido, em sincronia com as condições ambientais etc., e a otimização, no uso de todos os fatores de produção, primários, como radiação solar e temperatura e secundários, como população ideal, sementes com máximo vigor etc., o máximo produzido por uma cultura constituída de plantas eficientes do ponto de vista fotossintético, possuindo metabolismo C_4 e com arquitetura foliar bem organizada com a maioria dos trofófilos com ângulo superior a 60° , ditas eficientes na captura da radiação solar, possuindo coeficiente de extinção da luz menor do que 0,5 (Duncan, 1971 e Larcher, 1975) é de $77\text{g/m}^2/\text{dia}$ de taxa de crescimento da cultura (C), onde

$$C = \int_{t_1}^{t_2} c' dt = 1/P(t_2 - t_1) \int_{t_1}^{t_2} \frac{dW}{dt} \cdot dt = \frac{W_2 - W_1}{P(t_2 - t_1)}, \text{ sendo}$$

que t_2 e t_1 são tempos de medição de W_2 e W_1 , fitomassas produzidas, e P é a superfície do solo na qual W_1 e W_2 são estimadas, conforme Loomis & Williams (1963), ao fazer uma análise solícita do potencial de produtividade de uma cultura eficiente (Tabela 1), considerando uma densidade do fluxo radiante médio de $500\text{ cal/cm}^2/\text{dia}$, perda por respiração de 33% da fotossíntese bruta e 10 quanta de energia ($10\text{ }\mu\text{E}$) para a redução de uma molécula de CO_2 , considerando que a luz, radiação fotossinteticamente ativa (RFA), na faixa de 400 a 700nm é 44,4% do total emitido pelo sol. Por outro lado, Larcher (1975) salienta que em condições ótimas, isto é, forte iluminação (próximo do máximo emitido pelo sol) bom suprimento de água, favorável temperatura etc, e com enriquecimento artificial do CO_2 do ar para 0,4 a 1% do volume, ou seja, de 3.000

TABELA 1. Cálculo do potencial de produtividade de uma cultura,

1. Radiação solar total diária	500 cal/cm ²
2. Radiação visível (luz) 400-700mm (44,4%)	222 cal/cm ²
3. Total de energia (quanta) 8,64 μ Einsteins/ /cal	4320 μ E/cm ²
- Perda por Albedo (6-12% do visível)	-360 μ E/cm ²
- Absorção inativa (paredes celulares etc) (10%).	-432 μ E/cm ²
4. Radiação visível útil disponível para fotossíntese	3528 μ E/cm ²
5. Quantidade de carboidratos produzidos (Moles CH ₂ O) (10 quanta ou 10 μ E requerido para reduzir 1 CO ₂)	353 μ Moles/cm ²
6. Perda de respiração (33%)	-116 μ Moles/cm ²
7. Produção líquida de carboidratos	237 μ Moles/cm ²
237 Moles/cm ² = 0,000237 Moles/cm ²	
= 2,37 Moles/m ² de CH ₂ O	
C ₆ H ₁₂ O ₆ = 180g/Mole	
CH ₂ O = 30g/Mole	
<hr/>	
2,37 Moles CH ₂ O x 30g/Mole = 71g/m ² /dia	
8. Considerando que da fitomassa 8% são constituintes inorgânicos 71 x 100/92 = 77g/m ² /dia, o que fornecerá 770 kg/ha/dia ou 77t/ha/100 dias.	

De Loomis e Williams (1963)

a 10.000 ppm, as plantas herbáceas eficientes são capazes de fotossintetizar cerca de 150mg CO₂ por dm² de folha por hora. Neste ponto, o limite do processo de carboxilação é atingido, sendo denominado de potencial fotossintético e somente é atingido por curtos períodos de tempo e em condições de laboratório, pois os fotossintatos se acumulam, inclusive na forma de amido, ocorre a redução da carboxilação e até mesmo de formações nos tilacóides dos cloroplastos, organelas sede da assimilação clorofiliana. Em condições naturais, onde o conteúdo de CO₂ é de 330 ppm em média, com todos os fatores do ambiente otimizados e considerando-se plantas eficientes na fotossíntese, etapa bioquímica, com a síndrome Kranz e na captura da luz no dossel vegetal, o máximo de carboxilação encontrado nas plantas herbáceas é de 80mg CO₂/dm²/h, chamada por Larcher (1975) de capacidade fotossintética.

Considerando-se o algodoeiro herbáceo em condições normais de concentração de CO₂ na atmosfera e otimização de todos os fatores de crescimento e insumos, a produtividade máxima agrônômica alcançada foi de 8.966 kg/ha de algodão em caroço, em condições irrigadas, obtida nos experimentos de Arnold (1971), citado por Hearn (1976), sendo que a taxa de crescimento da cultura (C) raramente ultrapassa 20g/m²/dia por muito tempo durante o período de crescimento e desenvolvimento das plantas (Hearn & Constable, 1984). No Nordeste brasileiro, em um Vertissolo associado de alta fertilidade natural e precipitação pluvial satisfatória (759mm), bem distribuída, além de um bom equilíbrio dos demais fatores de produção e insumos, inclusive a cultivar CNPA Precoce 1, de curto período de frutificação, Beltrão et al. (1990) verificaram taxas de crescimento da cultura variando de 0,15 a 22,87 g/m²/dia, dependendo do estágio de crescimento da cultura, sendo que o período máximo, de 15 dias, ocorreu entre o sexagésimo e o heptagésimo quinto dia da emergência das plantas. A nível de troca gasosa, fotossíntese líquida ou aparente, que representa o saldo positivo da produção de assimilados da planta, (fotossíntese bruta - respiração oxidativa ou mitocondrial), segundo El-Sharkawy & Hesketh (1965); Muramoto et al. (1965), o algodoeiro, considerando-se folhas individuais e

com otimização dos fatores de produção, menos o aumento do CO_2 da atmosfera, apresentou taxas de até $65 \text{ mg } \text{CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, sendo a média de cerca de $40 \text{ mg } \text{CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$. Em condições de campo, devido ao sombreamento mútuo das folhas e a redução das quantidades disponíveis dos fatores de produção, dificilmente a taxa fotossintética líquida das plantas chega à metade dos valores encontrados para folhas individuais na plenitude morfológica.

Considerando os fatores de produção e os insumos atualmente disponíveis, e mesmo levando-se em apreço a ineficiência fotossintética do algodoeiro herbáceo de metabolismo C_3 (Benedict, 1984), elevada taxa de fotorrespiração (Hesketh, 1967), além de sua ineficiência em relação à disposição das folhas, com estrutura planofilar (Hearn, 1976) os níveis atuais de produtividade, em particular a nível irrigado, que representam mais de 60% da área plantada no mundo com esta malvacea (Waddle, 1984), são baixos, com média mundial de apenas 1.100 kg/ha de algodão em caroço, aproximadamente 400 kg/ha de fibra, o que corresponde a cerca de 22 frutos/m^2 com o peso médio de $5,0 \text{ g}$. O problema é que, na maioria da área plantada no mundo, em cerca de 34 milhões de hectares, não são utilizados os insumos agrícolas em condições ótimas para a cultura e também não se tira o máximo dos fatores de produção, em especial aqueles chamados, neste trabalho, de manipuláveis e, assim, a cultura não responde como deveria, até o surgimento das limitações organográficas, fisiológicas e bioquímicas que fazem com que não seja atingido o máximo teórico, que seria em torno de 20.000 kg/ha de algodão em caroço, caso não houvesse "shedding" das estruturas de reprodução da planta (Figura 3). Conforme dito anteriormente, o máximo obtido representa somente 44,8% do teórico e 51,23% do potencial que poderia ser alcançado, que é de 17.500 kg/ha de algodão em caroço caso não houvessem as limitações intrínsecas da própria planta do algodoeiro e do ambiente (baixo teor de CO_2) que serão assunto dos próximos itens.

Para o cálculo da produtividade potencial com base na taxa de crescimento da cultura (máxima) que é de 77 g/m²/dia (Loomis & Williams, 1963), considerou-se o disponível para os frutos de 49,64 g/m²/dia e que um fruto requer cerca de 0,14 g/dia (Hearn 1976),

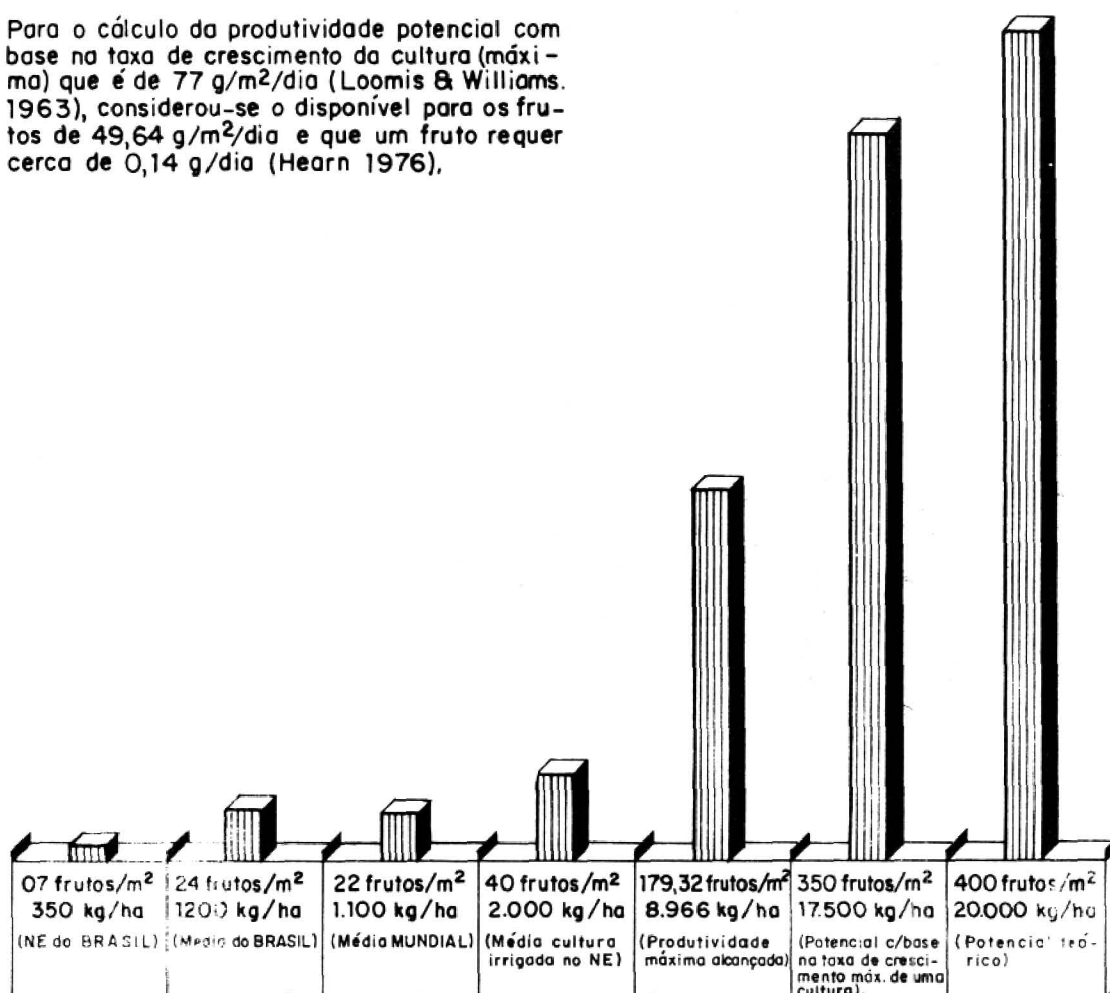


FIGURA 3 - Representação esquemática da produtividade real de algodão em caroço do algodoeiro herbáceo em várias situações e a potencial, considerando uma população de 100.000 plantas/ha, arranjo de plantio 1,0 m x 0,1 m, e peso de 1 capulho de 5,0g.

III. FATORES LIMITANTES RELACIONADOS COM A MORFOLOGIA, ORGANO- GRAFIA E ARQUITETURA DO ALGODOEIRO HERBÁCEO

De acordo com as informações de Nichiporovich (1965) citado por Ashley et al. (1965); Loomis & Williams (1973) mesmo com a otimização dos fatores de produção, ou seja, fazendo-os não limitantes, logicamente parte formada pelos chamados controláveis, tais como nutrição mineral, amplo e pleno controle de pragas e de plantas daninhas, população ideal etc. e a adequação da planta do ótimo ecofisiológico considerando a temperatura, luminosidade, altitude e outros, a produtividade das culturas, em especial do algodoeiro, planta extremamente planofilar, é limitada pela área foliar, disposição das folhas, envolvendo ângulo foliar e distância vertical macrofilar e o atual teor de CO₂ da atmosfera. Além de tais fatores, há aqueles ditos fisiológicos e bioquímicos, tais como a velocidade de regeneração da Ribulose-P₂ no ciclo de Calvin e a quantidade ativa da enzima de carboxilação, a carboxidismutase (Jensen, 1986).

As plantas crescem e usam água e nutrientes minerais porque interceptam a radiação, quer seja diretamente do sol ou indiretamente do firmamento ou da própria atmosfera, chamada radiação difusa. Por outro lado, a interceptação e a distribuição da luz na comunidade são influenciadas pelas taxas de crescimento foliar **absoluta**, obtida pela fórmula:

$$G_A = \int_{t_1}^{t_2} G' dt = A_2 - A_1 / t_2 - t_1$$

onde \underline{A} é a área foliar e \underline{t} o tempo da medida; **relativa**, obtida pela fórmula:

$$R = 1/t_2 - t_1 \int_{t_1}^{t_2} R' dt = \ln A_2 - \ln A_1 / t_2 - t_1$$

e a **longevidade da folha**, que influem diretamente na área foliar total, ditando o índice de área foliar (LAI) e a **duração da área foliar**, obtida pela fórmula a seguir:

$$(D = 1/R_A \int_{t_1}^{t_2} dA/dt \cdot dt = A_2 - A_1/R_A), \text{ pela arquitetura}$$

ra foliar que envolve o ângulo foliar, a distância vertical entre as folhas e o ângulo de oclusão da luz [$Y=2\text{tg}^{-1}(W/2d)$, onde W é a largura da folha e d a distância vertical entre duas folhas] e, finalmente, pelos movimentos diários dos trofófilos (Kvet et al., 1971; Lang, 1973; Saeki, 1960 & Warren, 1960; Nichiprovic, 1962, citados por Mota, 1976).

O algodoeiro herbáceo, do ponto de vista da captura, interceptação e distribuição da radiação solar, em especial da faixa espectral de 400 a 700nm /luz), no dossel vegetal, quando possuidor de folhas do tipo "normal" é considerado ineficiente, em virtude de apresentar a estrutura do dossel extremamente planofilar com coeficiente de atenuação ou extinção da luz (K) em torno da unidade (Hearn, 1976). Devido à planofília do dossel vegetal do algodoeiro herbáceo, a luz que sofre um gradiente energético ao longo do dossel, segundo a lei de Beer ($I = I_0 e^{-KL}$), onde I é a intensidade da luz próximo ao solo abaixo do dossel, I_0 é a intensidade de luz acima do dossel, e a base dos logaritmos naturais, K o coeficiente de extinção da luz e L o índice de área foliar, é capturada mais pelas folhas superiores, ficando pouca energia para as do interior da copa e as da parte baixa do dossel. Em função da organografia do algodoeiro herbáceo o sombreamento mútuo entre as folhas reduz a fração da radiação fotossinteticamente ativa, que atinge os macrófilos mais velhos e dos nós inferiores, cuja relação é ditada pela equação $I' = \exp(4,711 - 0,00068x^2 - 0,00528N + 0,000034x^2N)$, onde I' é a fração de I (total de luz que incide no topo do dossel), que chega no ponto considerado, x é a idade da folha e N a posição do nó (Constable & Rawson, 1980). Com um índice 3 de área foliar, já ocorre a interceptação de 95% da radiação solar que chega no topo do dossel vegetal do algodoeiro herbáceo (Hearn, 1976; Baker & Meyer, 1966) que embora dependendo das condições do ambiente, passa a atingir valores maiores, próximos de 5 (Ashley et al., 1965; Beltrão et al., 1990). A ine

ficiência na captura e distribuição da luz pelo dossel vegetal do algodoeiro herbáceo é tão elevada que nem os movimentos diaheliotrópicos dos trofófilos, que chegam a colocá-los em um ângulo de 45° com a horizontal (Lang, 1973) são capazes de elevar as taxas fotossintéticas, pois a taxa de crescimento da cultura (C) depende do índice de área foliar (L) que descreve o tamanho do aparelho assimilatório da cultura e da taxa assimilatória líquida F , que é a característica do crescimento que descreve a produção líquida de fitomassa pela cultura, expressa na sua forma instantânea por $E' = 1/A \cdot dW/dt$, onde A é a área foliar no tempo t e dW a diferencial da fitomassa, e na sua forma geral, não momentânea,

$$E = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1) \cdot A_2^{\alpha-1} - A_1^{\alpha-1} / A_2^{\alpha} - A_1^{\alpha} \cdot \frac{\alpha}{\alpha - 1}$$

onde A_1 e A_2 são as áreas foliares tomadas nos tempos t_1 e t_2 , W_1 e W_2 as fitomassas e $\alpha = RW/RA$, onde RW é a taxa de crescimento relativo de fitomassa e RA é a taxa de crescimento relativo foliar (Kvet et al., 1971). Assim, com o aumento do índice de área foliar aumenta o sombreamento múltiplo entre as folhas, reduzindo a taxa assimilatória líquida devida à redução da fotossíntese líquida ou aparente da fitocenose cotinícola. Na Tabela 2 pode-se verificar os dados de Muramoto et al. (1967), onde a folha sombreada tem sua fotossíntese tremendamente reduzida. As folhas do algodoeiro, além de tenderem à horizontalidade, apresentam baixa transmissibilidade da luz, menos de 10% (Kasanaga & Monsi, 1954), o que explica as reduções na fotossíntese pelo autosombreamento das folhas. Na Figura 4 pode-se observar uma fileira de algodão com baixo índice de área foliar, menos que 1, e mesmo assim várias folhas estão sombreadas. Como as folhas, depois que se tornam fontes, fato que ocorre no algodoeiro herbáceo por volta do sétimo dia após o início do seu crescimento (Hearn & Constable, 1984), jamais recebem assimilados de outras folhas e estando com fotossíntese reduzida, os frutos, que são drenos de alta atividade (Hearn, 1976; Wullschlegel & Oosterhuis, 1990), chegando a requererem até 0,28g/dia de assimilados, com cerca de 20 dias de idade (Mutsaers, 1976), caem, sofren

TABELA 2 - TAXAS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE FOLHAS DE ALGODÃO
HERBÁCEO PRE-CONDICIONADAS POR VÁRIOS REGIMES DE LUZ

CONDIÇÃO DA FOLHA ¹ ANTES DA MEDIÇÃO	FOTOSSÍNTESE (MG CO ₂ DM ⁻² HR ⁻¹)
- FOLHA SOMBREADA	27
- POUCO SOMBREADA RECEBENDO RÉSTIAS DE LUZ	37
- DENSAMENTE SOMBREADA ²	13
- COMPLETAMENTE ILUMINADA ÀS 9:00 HORAS DA MANHÃ	46

¹TODAS AS FOLHAS FORAM EXPOSTAS DIRETAMENTE AO SOL, QUANDO AS
MEDIÇÕES FORAM REALIZADAS.

²FOLHA SUBMETIDA A FORTE SOMBREAMENTO ARTIFICIAL.

DE MURAMOTO ET AL (1967)

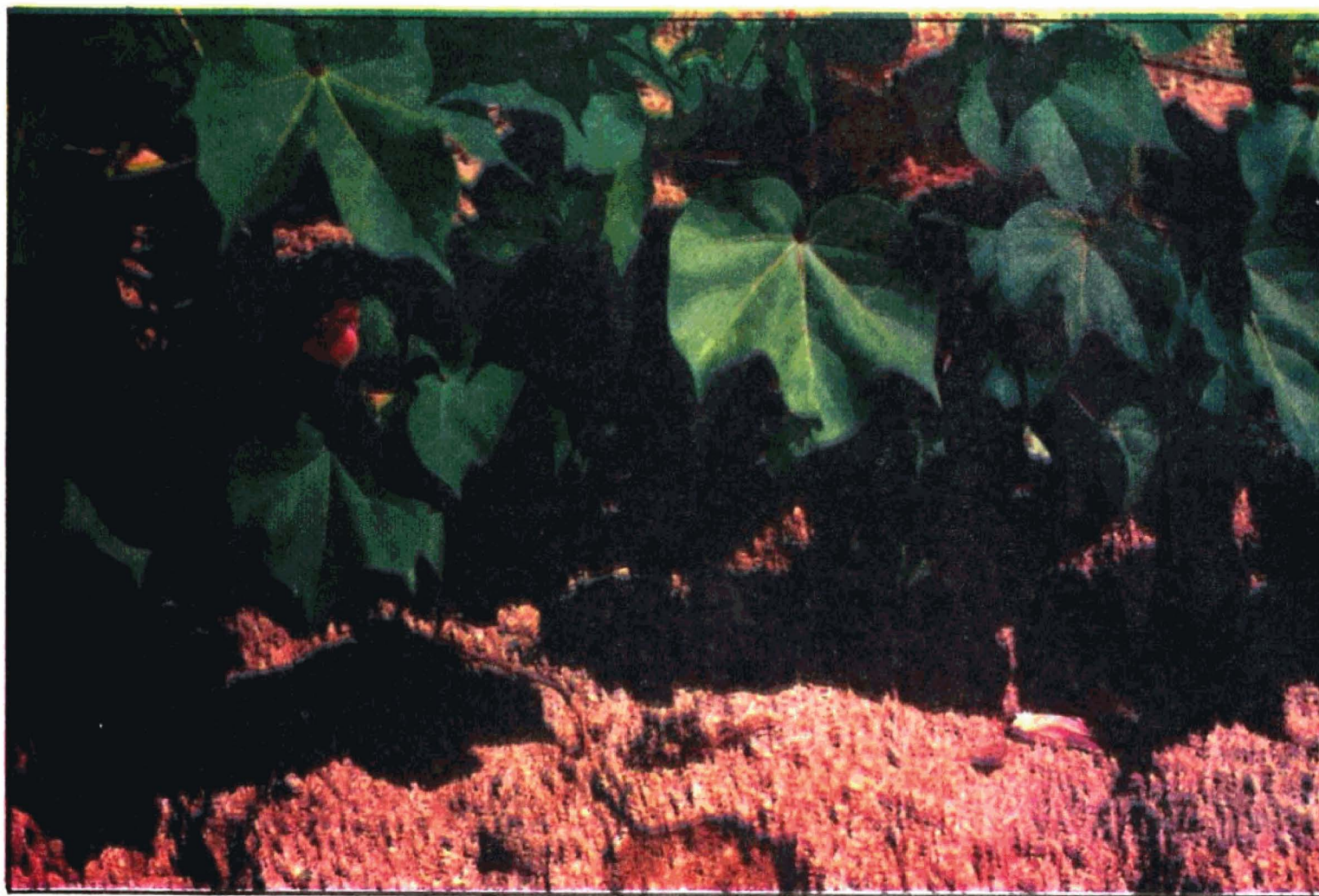


FIGURA 4. Fileira de algodoeiro herbáceo, cultivar CNPA 6H, com cerca de 60 dias da emergência, evidenciando o sobreamento das folhas. São José das Espinharas, PB. 1990

do "shedding" (Guinn, 1982). De acordo com Stoskope (1981) as plantas que apresentam folhas verticalizadas são mais eficientes na captura e distribuição da luz no dossel vegetal, pois, conforme pode ser observado na Figura 5, na folha com um ângulo de 80° com a horizontal, considerado o ideal (Warren, 1960, citado por Mota, 1976) para um mesmo raio de luz, a uma área iluminada aumenta de três vezes com relação à folha horizontalizada, e mesmo que haja redução da densidade do fluxo radiante ($1/\cos 80^\circ = 3\text{cm}^2$ e $10.000 \text{ f.c.} - \text{f.c.}$ por $\text{cm}^2/3\text{cm}^2 = 3.300 \text{ f.c./cm}^2$), mais folhas serão iluminadas e, assim, a fotossíntese global, taxa de crescimento da cultura serão bem maiores. Além disso, caso o algodoeiro tivesse as folhas mais verticalizadas, o ganho fotossintético seria elevado, pois as folhas individuais do algodoeiro, segundo Böhning & Burnside (1956) se saturam a um quarto da radiação total que atinge o dossel, embora em termos de cultura; por ser extremamente planofilar, o algodoeiro não se satura com o máximo da radiação solar, cerca de 900 W/m^2 (Baker et al., 1972). Em função da estrutura planofilar do dossel vegetal do algodoeiro herbáceo, além da forte atenuação energética cada radiação solar ocorre um gradiente espectral, com redução acentuada da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), em especial nas faixas mais utilizadas na fotossíntese, o azul e o vermelho, à medida que a cultura vai crescendo e aumentando a altura e o índice de área foliar, fazendo com que as folhas de baixo e do meio da copa funcionem com baixa taxa fotossintética, contribuindo assim pouco para a planta como um todo, em especial os drenos úteis, do ponto de vista econômico, que são as estruturas de reprodução (Magalhães, 1979; Karp, 1979; Baker & Meyer, 1966; Hipkins, 1984; Marini & Ephrath, 1985). Nas Figuras 6 e 7 pode-se observar as reduções ocorridas na radiação fotossinteticamente ativa à medida que as plantas de algodão crescem e aumentam de altura. Além do problema da horizontalidade dos trofófilos, o algodoeiro herbáceo, por ser uma planta de crescimento indeterminado que, de acordo com Constable & Rawson (1980) significa frutos em crescimento junto de folhas velhas com não sincronia entre as fontes e os drenos úteis do ponto de vista econômico (Wullschlegel & Oosterhuis, 1990), o tamanho das folhas, o número de folhas

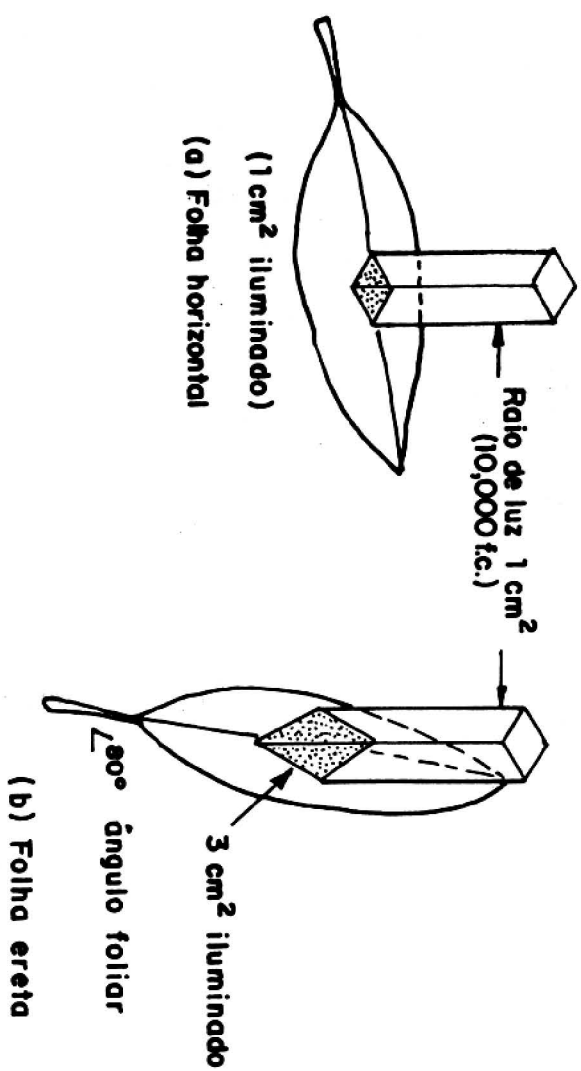


FIGURA 5 – Diferenças de captura de energia solar entre folhas horizontais e verticais. De Stoskope (1981).



FIGURA 6 – Percentagem de penetração da radiação fotossinteticamente ativa no dossel vegetal do algodoeiro herbáceo, cultivar Acala SJ-2.
De Marini & Ephrath (1985).

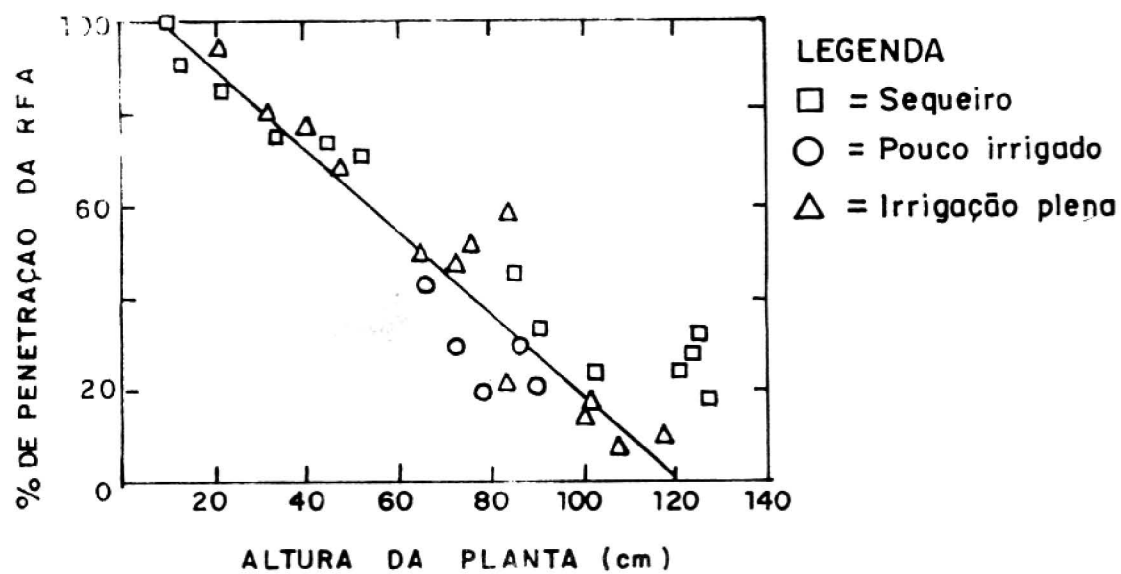


FIGURA 7 -Relacionamento entre a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a altura das plantas.
De Marini & Ephrath (1985).

por planta e a área foliar por planta são características de elevada heritabilidade (Keim et al., 1985) e as folhas são pouco distantes, promovendo então maior ângulo de oclusão da luz e, por consequência, baixa taxa fotossintética do estande de plantas e baixa taxa de crescimento da cultura. Outros aspectos anatômicos e morfológicos que fazem com que o algodoeiro seja ineficiente quanto à fotossíntese, envolvem a baixa densidade de estômatos nos frutos (média de 30-40/mm²) e no caule (média de 20/mm²), segundo Perez & Mendonza (1990). Além da baixa contribuição da parede externa do fruto para seu próprio crescimento e manutenção, as brácteas, que representam o terceiro verticilo de proteção da flor do algodoeiro, contribuem com menos de 20% da superfície fotossintetizante da planta (Morris, 1964) e com menos de 5% dos assimilados necessários para o crescimento dos frutos (Benedict et al., 1973), sendo o restante exportado das folhas que, de acordo com Dale (1961), são anfiestomáticas, com cerca de 37 a 50 estômatos/mm² na superfície superior ou ventral e de 107 a 121 estômatos/mm² na superfície inferior ou dorsal, onde internamente encontra-se o parênquima palicádico especializado na fotossíntese. As brácteas, que em função da proximidade do fruto poderiam colaborar mais com fotoassimilados para o crescimento do mesmo, têm baixa taxa de fotossíntese, não obstante apresentarem cerca de 113 estômatos/mm², quase igual à face dorsal das folhas; porém, possuem somente 0,83mg de clorofila/g de fitomassa fresca contra 2,28mg/g nas folhas verdadeiras (Elmore, 1973) sendo, assim, fator limitante para a fotossíntese, pois a taxa assimilatória é baixa, mesmo com satisfatória densidade do fluxo radiante.

Uma outra limitação acoplada ao aparelho assimilatório do algodoeiro herbáceo é a pequena duração das folhas, cerca de 56 dias segundo Farbrother (1965) citado por Hearn (1976), para as condições de Uganda na África, podendo chegar a até 70 dias em condições ótimas (Wullschleger & Oosterhuis, 1990), com redução marcante da taxa fotossintética, caindo de cerca de 50mg CO₂/dm²/hora em folhas de 1 a 2 dias após a expansão, para somente 10mg CO₂/dm²/hora, 45 dias depois (Muramoto et al., 1967), em condições satisfatórias dos fatores de produção. O algodoeiro herbáceo apresenta dois

tipos de folha: a vegetativa, ou do ramo ou do caule e a frutífera ou dos frutos. Os trofófilos vegetativos vivem mais e possuem maior área foliar que os frutíferos, chegando a 200 cm² e duração de expansão de cerca de 20 dias, crescendo em média 10cm²/dia (Hearn & Constable, 1984), enquanto estes chegam, em média, a 95 cm². As folhas vegetativas que apresentam um plastocrono de $3,4 \pm 0,06$ dias contra $10,0 \pm 0,9$ dias das frutíferas, na temperatura ambiente de 28°C de dia e 22°C à noite (Constable & Rawson, 1980b), são as mais importantes, pois além de nutrirem o ramo frutífero em crescimento fornecem a maior parte dos assimilados para os dois primeiros frutos do ramo frutífero (Souza & Silva, 1988; Beltrão et al., 1988), que são os principais responsáveis pela produção da planta (Mauney, 1986). A importância das folhas vegetativas na nutrição dos frutos aumenta nos ramos inferiores, os que produzem os primeiros e maiores frutos. Na Figura 8 pode-se observar o frutograma do algodoeiro herbáceo e a disposição das folhas vegetativas (ramos) e as frutíferas (do fruto).

Outro problema do algodoeiro herbáceo relacionado com o sombreamento mútuo das folhas é o fechamento dos estômatos, que ocorre quando a luminosidade é baixa (Hesketh, 1968) e a elevada resistência mesofilar (rm), bem maior que a do milho (El-Sharkawy & Hesketh, 1965), cerca de 0,5 s/cm.

Em função da estrutura planofilar do dossel vegetal do algodoeiro herbáceo, com um índice de área foliar de 4 devido ao sombreamento mútuo das folhas, com redução da taxa assimilatória líquida e o aumento do custo de manutenção (respiração) devido ao incremento da massa foliar, ocorre redução na disponibilidade dos assimilados para a nutrição dos frutos, quando comparado a um LAI de 2,5 a 3, conforme pode ser verificado na Tabela 3, com dados simulados de Hearn, (1976), em condições otimizadas dos fatores de produção, inclusive a água. Uma aparente melhoria da eficiência fotossintética na cultura do algodão ocorre com a utilização de plantas de folhas do tipo okra (quiabo) ou super-okra (folha-de-quiabo-super) que, por serem recortadas e filiformes, respectivamente, deixam que a luz se distribua melhor em todo o dossel vegetal. Folha de quiabo (L⁰) e folha-de-quiabo-super (L^S) são mutantes, de formato de folha de uma mesma série

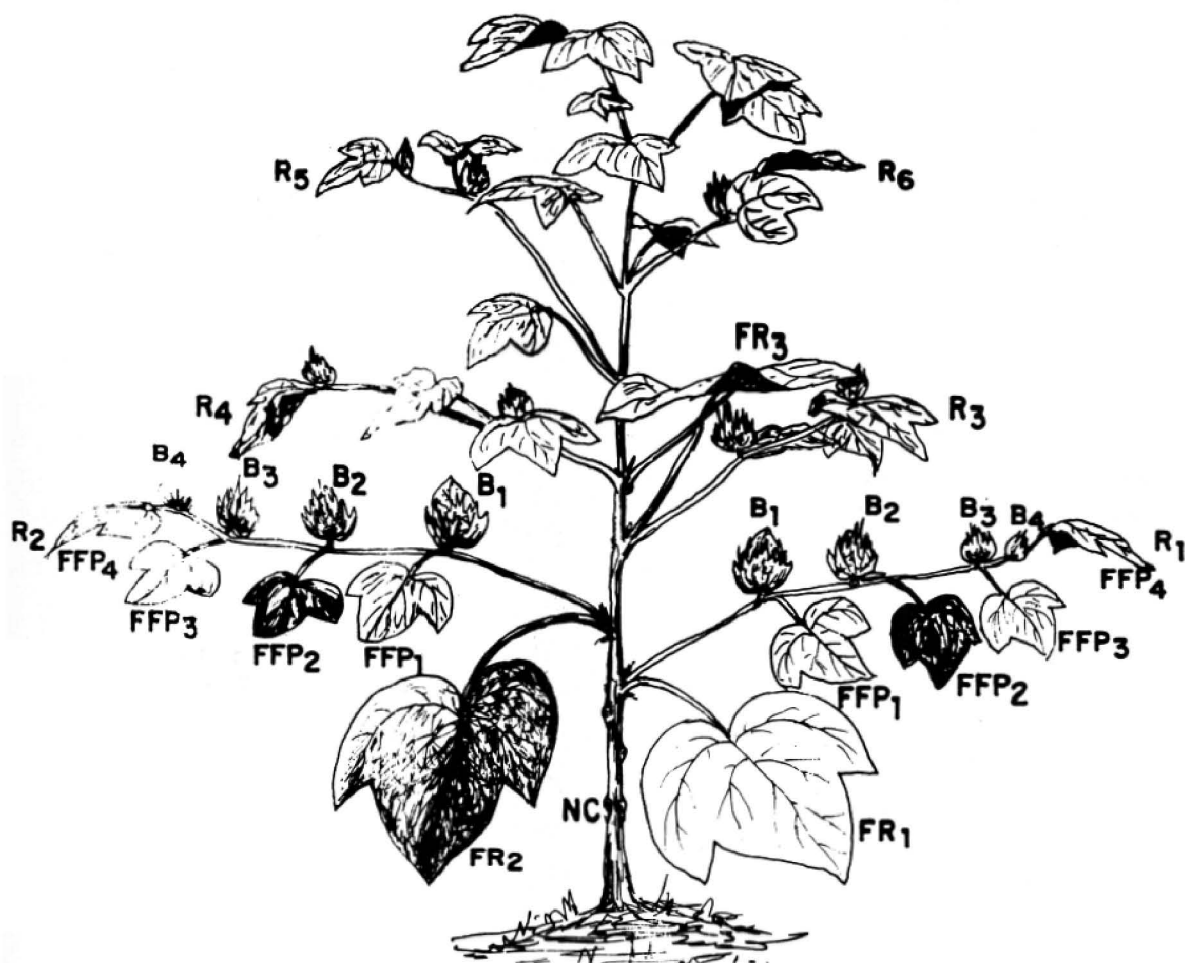


FIGURA 8 - Frutograma do ALGODOEIRO HERBÁCEO, evidenciando-se as folhas do ramo (FR), os ramos (R), as folhas dos frutos (FFP_n) e os frutos nos ramos frutíferos (B), e o nó cotile donar (NC).

TABELA 3. Simulação da fotossíntese, respiração e acumulação^a de fitomassa em algodoeiro herbáceo

LAI	FOTOSSÍNTESE (P)	RESPIRAÇÃO ^b (R)	INCREMENTO DA FITOMASSA (C = P-R)	MANUTENÇÃO DO DOSSEL VEGETAL ^c	RESPIRAÇÃO RADICULAR (0,18 C.)	DISPONÍVEL PARA O CRESCIMENTO DOS FRUTOS
1	13,0	1,55	11,45	2,08	2,06	7,31
1.5	18,0	2,33	15,67	3,12	2,82	9,73
2	21,7	3,10	18,60	4,16	3,35	11,09
2.5	24,4	3,88	20,52	5,20	3,69	11,63
3	26,1	4,65	21,45	6,25	3,86	11,34
3.5	26,8	5,43	21,37	7,28	3,85	10,24
4	27,0	6,20	20,80	8,32	3,74	8,74

^aTodas as unidades exceto LAI, em g/m²/dia

^b1,55 g por dia por unidade de LAI

^c2,08 g por dia por unidade de LAI

De Hearn (1976), modificada pelos autores

alélica. De acordo com Andries et al. (1969) plantas de folhas de quiabo, quando atingem a maturidade morfofisiológica, apresentam cerca de 40% menos de folhagem e 70% de penetração da luz no dossel vegetal que plantas com folhas normais (Major Junior, 1971; Reddy, 1974), citados por Jones et al. (1986). A folhagem do tipo quiabo-super permite 190% mais de penetração da luz no dossel vegetal que a cultura com plantas de folhas normais e possuem 60% menos de área foliar que a planta com macrofilos normais (Reddy, 1974, citado por Jones et al., 1986). Na Figura 9 (a e b) pode-se verificar as diferenças entre uma planta de folha normal (sub-figura 9a) e uma folha super-okra (sub-figura 9b) ainda em estágio de crescimento, apresentando, inclusive, pronunciada heterofília, com predominância de folhas filiformes. Pode-se observar na aquela figura que na planta de folha super-okra o sombreamento é bem menor e boa parte da radiação ainda chega no fundo do vaso. Em função de ter superfície foliar menor, permitindo maior distribuição da radiação solar no dossel vegetal que plantas de folhas normais, as plantas de folhas super-okra permitem maior aquecimento do solo e, assim, maior mortalidade das formas imaturas do bicudo, por promoverem maior secamento dos botões florais atacados caídos ao solo (Jones, 1972). Um aspecto negativo é que, com maior penetração da radiação solar ao longo do dossel vegetal, as plantas possuidoras de folhas okra e super-okra permitem que haja maior incidência de plantas daninhas, conforme foi verificado por Shanmugham et al. (1980). Embora apresentando maior atividade da invertase, enzima ligada ao transporte de carboidratos solúveis que folhas normais (Souza & Silva, 1991), e produzir mais de 100% de botões florais (Andries et al., 1970; Pegelow et al., 1977), plantas com folha super-okra apresentam menor produtividade, por apresentarem taxa de "shedding" de frutos jovens 180% maior que plantas possuidoras de folhas normais (Kerby & Buxton, 1976). O problema é que, embora mais eficientes na captura e distribuição da luz no dossel vegetal e ter taxa de translocação de assimilados maior que as folhas normais (Horrocks et al., 1978), as folhas okra e principalmente as super-okra têm áreas foliares individuais menores, metade no caso da super-okra (Horrocks et al., 1978;



FIGURA 9a. Especimes de algodoeiro. Folhas normais. Campina Grande, PB.
1990

Shanmugham et al., 1980), o que leva a reduções significativas no LAI, cerca de 40% (Pegelow et al., 1977) e, assim, na taxa de crescimento da cultura e menores quantidades de assimilados vão para os frutos, aumentando o "shedding".

IV - FATORES LIMITANTES RELACIONADOS COM A FISIOLOGIA E A BIOQUÍMICA DA PLANTA DO ALGODOEIRO HERBÁCEO

Além das limitações de ordem morfológica e arquitetural do algodoeiro herbáceo, descritas anteriormente, esta planta, isolada ou no agroecossistema e mesmo com a otimização de todos os fatores de produção, apresenta restrições intrínsecas de natureza fisiológica e bioquímica que efetivamente colaboram para a redução das produtividades primária e econômica, afastando o real do potencial, que poderia ser atingido. Como planta de metabolismo fotossintético C_3 , apesar de heliófilo, o algodoeiro é extremamente ineficiente, apresentando as características típicas deste grupo de plantas (Black Jr., 1973). Das três grandes etapas da fotossíntese envolvendo o processo difusivo, as reações luminosas que ocorrem a nível de membranas dos cloroplastos, em especial nos tilacóides (Hipkins, 1985) e as reações bioquímicas, chamadas reações "do escuro" que se processam no estroma do cloroplasto (Jensen, 1986), onde ocorre a redução do CO_2 a carboidratos do chamado poder redutor, constituído pelo trifosfato de adenosina (ATP) e a nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzido ($NADPH + H$), o único passo considerado limitante refere-se às reações do escuro (Myers, 1971), embora possam ocorrer raramente limitações, devido à baixa produção do ATP nas reações luminosas, através das fotofosforilações cíclica e acíclica, via transportadores de elétrons dispostos anisotropicamente nas membranas dos tilacóides dos cloroplastos, conforme pode ser observado na Figura 10. Neste particular e de acordo com Jensen (1986), em algumas situações que dependem do momento de crescimento e desenvolvimento da planta e das variações ambientais, durante o processo de fixação do CO_2 , o ATP pode se tornar limitante, especial



FIRURA 9b. Espécimes de algodoeiro. Folhas super-okra. Campina Grande, PB.
1990

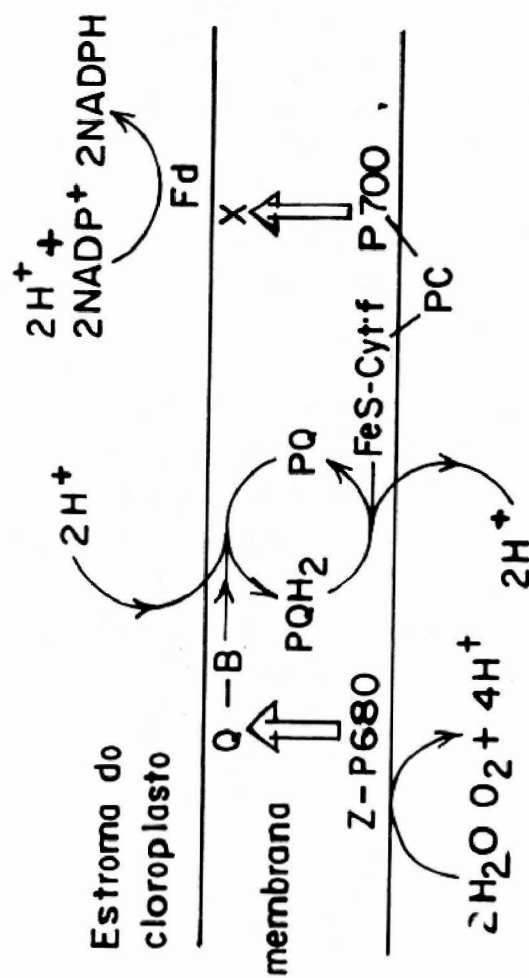


FIGURA 10 - Arranjo dos componentes da cadeia de transporte de eletrons na membrana dos tilacoides do cloroplasto. De Hipkins, (1984).

mente em plantas de metabolismo fotossintético C_3 (Magalhães, 1979) como é o caso típico do algodoeiro (Benedict, 1984), e, assim, o NADPH + H acumula-se e menos $NADP^+$ fica disponível para a redução. Como o transporte de eletrons não pode parar, pois, caso contrário, pode ocorrer disruptura nas membranas internas dos cloroplastos, visto que o gradiente de potencial é elevado, cerca de 1,2 volt (Hipkins, 1984), os eletrons são desviados para o oxigênio, resultando em uma fotofosforilização adicional sem redução do $NADP^+$, sendo este processo denominado pseudo ciclo transporte de eletrons ou reação de Mehler (Jensen, 1986).

Nas "reações do escuro" da fotossíntese, onde ocorre a redução do CO_2 a carboidratos, vários passos são limitantes. O algodoeiro, como planta de metabolismo fotossintético C_3 , somente apresenta o ciclo de Calvin (Figura 1), tendo como enzima de carboxilação a carboxidismutase ou carboxilase da ribulose 1,5-difosfato ou P_2 -carboxilase (Jensen, 1986). Esta enzima, que é oligomérica, constituída de várias subunidades, com peso molecular no total elevado, cerca de 560.000 daltons (Jensen, 1986), sendo de 12.000 a 16.000 daltons de peso molecular das subunidades menores, oito ao todo, Conn & Stumpf (1980), de natureza regulatória e de unidades grandes de peso molecular de 54.000 a 60.000 daltons, é de baixa eficiência catalítica (Magalhães, 1979), chegando a representar mais de 50% das proteínas do estroma dos cloroplastos (Jensen, 1986) e quase 50% das proteínas solúveis das folhas das plantas de metabolismo C_3 (Magalhães, 1979), sendo, sem dúvida, a proteína mais abundante do mundo (Ellis, 1979). Esta proteína funcional apesar de ser uma megaenzima, tem baixa afinidade pelo CO_2 sendo o K_m (CO_2) dela purificada alto, variando entre 70 e 600 μM e de 20 μM em cloroplastos isolados (Magalhães, 1979), contra um K_m de apenas de 5 μM da enzima PEP-carboxilase das plantas de metabolismo fotossintético C_4 (Black Jr., 1973).

Um problema sério que limita a capacidade de carboxilação das plantas de metabolismo fotossintético C_3 , como o algodoeiro, é a capacidade também de oxigenase apresentada pela carboxidismutase. Segundo Magalhães (1979) em condições normais da atmosfera, com 21% de oxigênio e 0,032% de dióxido

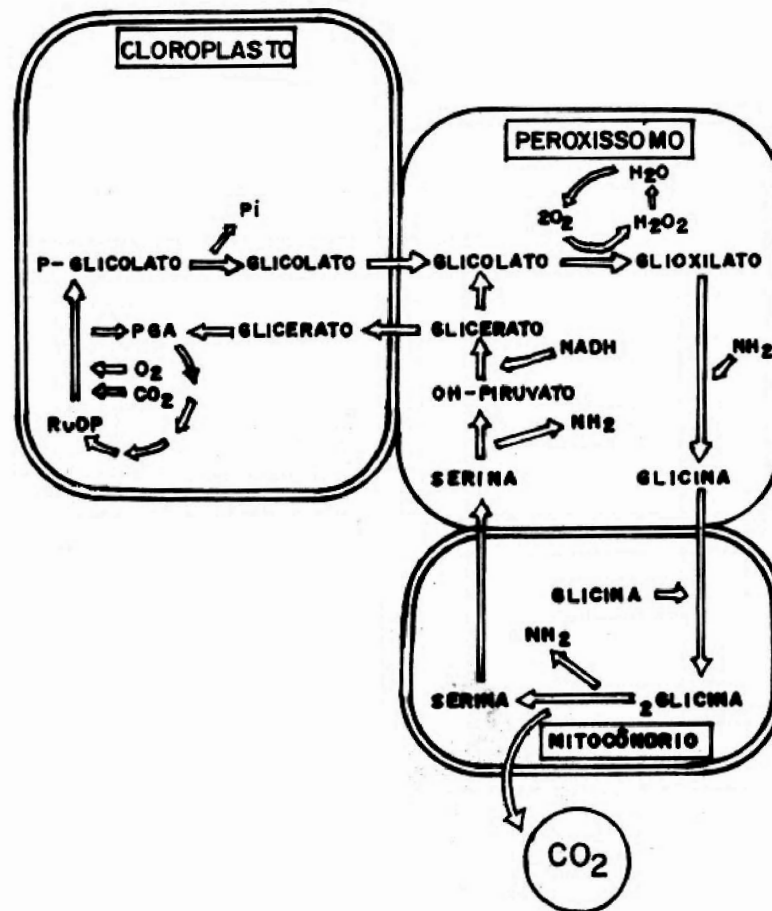


FIGURA 12 - Representação esquemática das reações da fotorrespiração, mostrando os fluxos de carbono que ocorrem entre o cloroplasto, peroxissoma e mitocôndrio, e que resultam na liberação do gás carbônico. Magalhães (1979).



FIGURA 11 - Ciclo de redução do carbono (ciclo de Calvin) da fotossíntese. De Conn & Stumpf - (1980).

do de carbono, esta enzima tem 70% de carboxilação e 30% de oxigenação, sendo que a taxa de oxigenação é o fator principal da magnitude da fotorrespiração, cujo substrato, o ácido glicólico, é fruto da reação de oxigenação da ribulose 1,5 difosfato carboxilase. No ciclo de Calvin, da redução do CO_2 , onde o primeiro produto estável é o ácido 3-fosfoglicérico (3C) tanto a primeira fase, chamada de reação de carboxilação, onde se forma um enodiol de 6C que sofre dismutação dando duas moléculas de ácido 3-fosfoglicérico, quanto à última fase, chamada de regeneração, onde o composto aceptor do CO_2 , o açúcar de 5C chamado de ribulose 1,5 difosfato é novamente formado fechando o ciclo, são passos ditos limitantes da fotossíntese das plantas de metabolismo C_3 (Jensen, 1986). Na Figura 11 pode ser observado que o CO_2 é fixado na ribulose 1,5-difosfato, sendo que o fator limitante é a quantidade ativa da enzima de carboxilação (Perchorowicz et al., 1981, citados por Jensen, 1986), no momento em que o CO_2 está entrando no estroma do cloroplasto, além da sua baixa eficiência catalítica. Na fase de regeneração do aceptor de CO_2 , é a luz que gera a energia necessária, pois além de ativar e regular várias enzimas do ciclo de Calvin, como a frutose-P₂-1-fosfatase e a ribulose-5-P-quinase entre outros (Jensen, 1986), produz o ATP necessário para a regeneração da ribulose 1,5-difosfato necessária para a continuação do ciclo, que para cada molécula de CO_2 reduzida ocorre o consumo de 3 moles de ATP e 2 moles de NADPH. Segundo Jensen (1986) a deficiência de carbono para regenerar a ribulose 1,5-difosfato também ocorre, principalmente em condições de elevadas taxas de fotorrespiração. Tais condições ocorrem em temperaturas elevadas, acima de 30°C e elevada luminosidade (Magalhães, 1979; Jensen, 1986). Além dessas limitações inrínsecas do ciclo de Calvin, o algodoeiro, como planta fotossinteticamente ineficiente, apresenta o fenômeno da fotorrespiração que envolve a liberação de CO_2 na presença da luz, com consumo de oxigênio e metabolicamente sendo uma série de reações ligadas à fotossíntese, ocorrendo, assim, nas partes clorofiladas da planta. A fotorrespiração, que é uma das principais diferenças entre plantas C_3 e C_4 , diferentemente da respiração oxidativa ou mitocondrial, envolve a participação de

três organelas celulares (Figura 12), tendo início no cloroplasto quando a enzima carboxidismutase faz o processo de oxigenação da ribulose 1,5-difosfato formando uma molécula do ácido 3-fosfoglicérico e uma molécula de ácido fosfoglicólico por cada molécula de O_2 capturada e termina na mitocôndria com a liberação do CO_2 (Conn & Stumpf, 1980). Hesketh (1975) trabalhando com plantas da cultivar de algodoeiro herbáceo, Acala B-54, verificou aumento de 38% na taxa fotossintética em atmosfera livre de oxigênio, indicando que, realmente, esta malvacea tem fotorrespiração, pois em contraste com a respiração celular que satura com o nível de 2% de oxigênio, a fotorrespiração aumenta com o incremento do teor de oxigênio, inibindo a fotossíntese, fenômeno chamado "efeito de Warburg" (Magalhães, 1979), devido à competição que ocorre entre o CO_2 e O_2 pelo sítio ativo da enzima de carboxilação, a carboxilase da ribulose 1,5-difosfato. Em função de apresentar fotorrespiração e de ter a enzima de carboxilação de baixa afinidade pelo CO_2 (Magalhães, 1979), o algodoeiro apresenta elevado ponto de compensação de CO_2 , variando de 60 a 120 $\mu l/l$ (Krizek, 1986), dependendo da intensidade da radiação solar, em especial a fotossinteticamente ativa, do estado nutricional, idade da planta, e dos teores de O_2 e CO_2 do ambiente (Magalhães, 1979). A fotorrespiração apresenta taxa pequena e temperatura ambiente abaixo de $25^\circ C$ porém pode chegar a cerca de 50% da fotossíntese aparente quando a temperatura chega aos $35^\circ C$, conforme pode ser observado na Figura 13, a partir das informações de Krieg (1986). Verifica-se, ainda, na Figura 13, que, devido ter elevada taxa de fotorrespiração, o algodoeiro apresenta ótimos de fotossíntese bruta e líquida diferentes, com relação à temperatura. Neste particular, Perry & Krieg (1981) verificaram que a fotossíntese bruta tem o ótimo término a $32^\circ C$, enquanto a fotossíntese aparente começa a declinar já a partir de $22^\circ C$. Logicamente, o coeficiente fotossintético (K_F) do algodoeiro é baixo, em especial em condições tropicais com temperatura elevada, pois em tais condições ocorrem aumentos nas taxas da respiração oxidativa e fotorrespiração principalmente, pois $K_F = P_g/R = P_n + R_d/R$, sendo P_g a fotossíntese bruta, P_n a fotossíntese líquida R_d a respiração mitocondrial ou escura e R

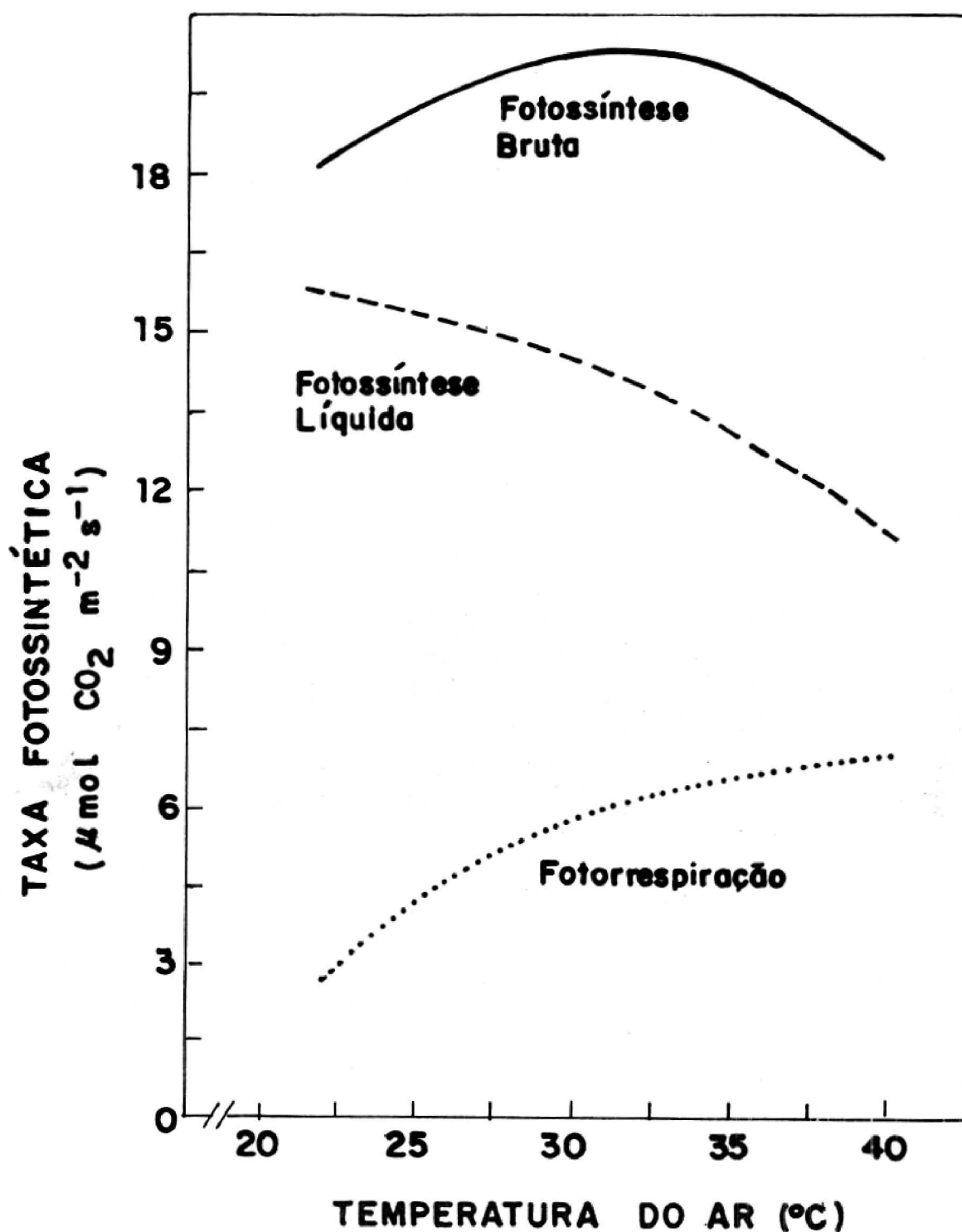


FIGURA 13 — Respostas da fotossíntese de folhas individuais de algodão ao aumento da temperatura do ar. De Krieg (1986)

a soma da respiração oxidativa e a fotorrespiração. A uma temperatura ambiente de 35°C que às vezes ocorre em agroecosistemas cotonícolas tropicais, especialmente em climas áridos e semiáridos, a fotorrespiração atinge taxas de 11 a 12 mg CO₂/dm²/hora, o que é elevadíssimo, pois representa cerca de 50% da fotossíntese líquida (Krieg, 1986), tendo-se ainda, que se computar as perdas devidos à respiração oxidativa, que também assume valores elevados com o aumento da temperatura. O algodoeiro, como qualquer outra espermatófito, embriófito e sifonógamo, é poiquilotérmico, não apresentando homeotase, tendo, assim, a temperatura próxima da do ambiente. Em condições de 30°C, Hesketh et al. (1971), trabalhando com a cultivar Stoneville 213, verificaram que a respiração de manutenção é da ordem de 0,0264g de carboidratos/g de fitomassa/dia e a respiração de crescimento atinge valor elevadíssimo, de cerca de 0,54g/g. Uma outra limitação interna da planta do algodão refere-se à baixa taxa de translocação de assimilados via leptoma e, por consequência, acumulação de carboidratos, especialmente o amido (α - D - glucopiranosose polimerizada) nos trofófilos. Comparado a espécies de metabolismo fotossintético C₄, como o milho (*Zea mays* L.) que exporta os assimilados fabricados nas folhas rapidamente (Hofstra & Nelson, 1969) e a cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L.) que transloca mais de 80% dos fotossintatos produzidos em pouco tempo, menos de quatro horas do início da produção (Hartt & Kortschak, 1967), o algodoeiro apresenta baixa taxa de translocação de assimilados ou de transferência específica de massa, retraindo grandes quantidades de glicídeos nos macrófilos, bem mais que nos outros órgãos. Níveis de açúcares solúveis, principalmente amido em folhas de algodão, atingem valores de 2 a 25%, dependendo da cultivar, idade e condições ambientais (Eaton & Rigler, 1945); Guinn & Hunter, 1968; McArthur et al., 1975; Mauney et al., 1979; Souza & Beltrão, 1985; Souza & Silva, 1988). O algodoeiro apresenta, além de baixa taxa de translocação de assimilados das folhas para outros órgãos, uma lenta exportação, conforme foi verificado por Ashley (1972), quando quantificou que cerca de 43% dos fotossintatos permaneciam nas folhas depois de 24 horas de translocação, e por Brown (1973), que observou uma retenção de assimilados

de 35 a 43% da fotossíntese diária em folhas maduras do alga doeiro. Em função da retenção de assimilados nas folhas, que somente atingem o pico de exportação por volta dos 22 dias de idade, em dia de sol (Constable & Rawson, 1980), ocorre redução na fotossíntese. Neste particular, Mauney et al. (1979), verificaram que há relação negativa entre o aumento da concentração de amido nas folhas e a fotossíntese, conforme pode ser observado na Figura 14. De acordo com Krizek (1986) possivelmente com o aumento da concentração de amido nas folhas ocorre o aumento da resistência mesofilar, reduzindo a fotossíntese. Em condições normais de CO_2 da atmosfera, a acumulação de amido nas folhas, a ponto de chegar a reduzir a fotossíntese, somente ocorre em folhas novas e, em geral, em apenas parte do dia (Krizek, 1986).

Uma outra limitação interna do metabolismo do alga doeiro, em especial do anabolismo, que reduz o processo global de síntese de carboidratos, é a competição que se estabelece entre a redução do CO_2 (fotossíntese) e a redução do nitrato (NO_3^-) a amônia (NH_3), para sua posterior incorporação aos ácidos orgânicos, formando os blocos construtivos das proteínas, os aminoácidos. Black (1973) salienta que as plantas de metabolismo C_3 , necessitam de cerca de duas vezes mais nitrogênio na folha para atingir a fotossíntese máxima, na forma da enzima de carboxilação, que as plantas eficientes, de metabolismo C_4 , que possuem as enzimas de redução do nitrato localizadas nas células do mesófilo, onde predominam a enzima de carboxilação e a PEP-carboxilase de elevada afinidade pelo CO_2 , sendo que a redução final do CO_2 no ciclo de Calvin, somente ocorre nas células da bainha dos feixes, onde não ocorre a redução do NO_3^- , logo, não ocorre a competição pelos compostos redutores, como o NADPH e de alto conteúdo energético, como o ATP (Magalhães, 1979). De acordo com Crocomo (1979); Mengel & Kirkby (1979) o nitrato é comumente a principal fonte de nitrogênio para as plantas, porém para ser metabolizado deve ser reduzido a NH_3 . Este importante processo que envolve as chamadas "enzimas de assimilação de nitrogênio", a redutase do nitrato, localizada no hialoplasma celular e a redutase do nitrito, localizada no lado de fora das membranas dos tilacóides do cloroplasto, cha

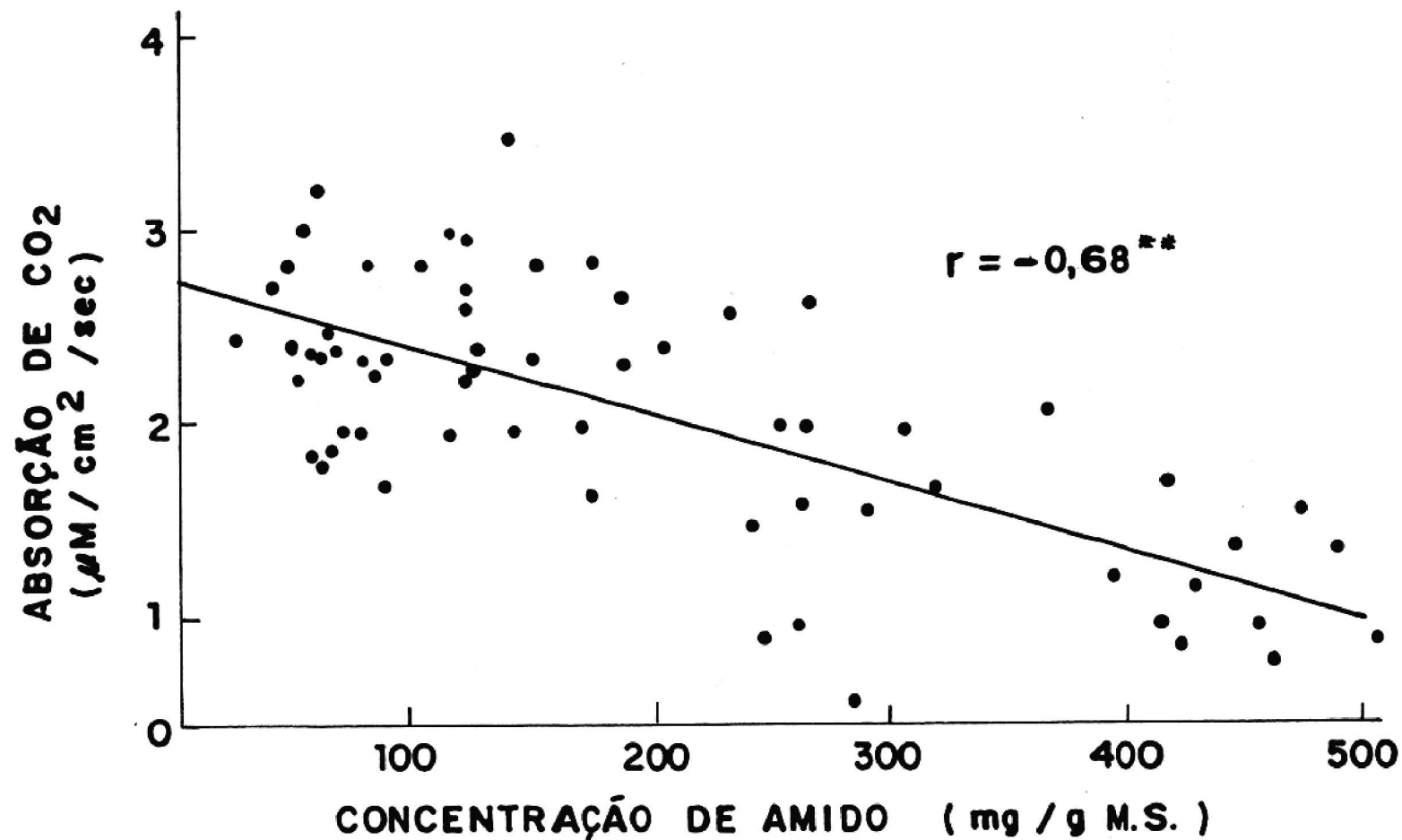


TABELA 5. INFLUÊNCIA DA CONCENTRAÇÃO DE CO₂ (330 E 660 ML . L⁻¹) NA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (P_N), ÁREA FOLIAR (AF) E FITOMASSA TOTAL (G) EM ALGODÃO, SOJA, GIRASSOL E SORGO AOS 84 DIAS DO PLANTIO

V A R I Á V E I S					
ESPÉCIES	P _N (N MOL.CM ⁻² . S ⁻¹)	CONC. CO ₂ (ML.L ⁻¹)			FITOMASSA (G/PLANTA)
		AF (DM ²)	330	630	
			330	630	630
- ALGODÃO	2,08	2,39	153	292	320
- SOJA	1,38	1,95	100	280	85
- GIRASSOL	2,64	2,83	120	290	500
- SORGO	3,78	3,84	20	23	85
					100

DE MAUNEY ET AL (1973).

ma-se redução do nitrogênio e envolve, basicamente, dois passos metabólicos a redução do NO_3^- a NO_2^- com o envolvimento de 2H^+ e 2e^- , a oxidação do $\text{NADP} + \text{H}^+$ e formação de H_2O , tendo como co-fatores a Flavina dinucleotídeo (FAD) e o molibdênio (Mo) como transportadores de elétrons e a redução do NO_2^- a NH_3 que envolve 6H^+ , 6e^- e formação de H_2O e OH^- (Mengel & Kirkby, 1979). A enzima de redução do NO_3^- a NO_2^- é oligomérica, solúvel, de peso molecular de 500.000 a 600.000 (Beevers, 1976, citado por Mengel & Kirkby, 1979), localizada no citosol, com turnover muito rápido (Oaks et al., 1972), com meia vida de quatro horas (Schrader et al., 1968) e do tipo indutível pelo substrato, ou seja, somente ocorre sua síntese celular quando o íon NO_3^- está presente (Bar-Akiva, 1970). Embora não estando no interior do cloplasto, a redutase do nitrato de forma indireta utiliza a energia de composto redutor, o NADH, formando no citosol pela via glicolítica, tendo como substrato os intermediários da fotossíntese, ciclo de Calvin, que ocorre no estroma do cloroplasto (Crocomo, 1979), e de forma direta, porém não frequente, a redutase do nitrato pode competir diretamente com o ciclo de Calvin, utilizando o poder redutor da fotossíntese, sendo que o NADPH é antes convertido em NADH pela ação da fosfatase do nucleotídeo. De acordo com Sousa & Beltrão (1985) a primeira folha do primeiro ramo frutífero apresenta concentração da nitrato redutase quase duas vezes maior que a segunda folha e mais de dez vezes a encontrada na quinta folha do mesmo ramo, com valores, respectivamente, de 2,07; 1,10 e 0,27 $\mu\text{mol}.\text{NO}_2/\text{Ps}/\text{h}$. O outro passo, a redução do nitrito a amônia, ocorre no cloroplasto, sendo catalizado pela enzima redutase do nitrito. De acordo com Crocomo (1979), normalmente a quantidade dessa redutase é superior à da redutase do nitrato. Esta enzima apresenta um grupo prostético ferroporfirina, o siro-heme, o qual é capaz de transferir elétrons. Neste passo da redução do nitrogênio ocorre competição direta pelo NADPH + H^+ produzido no fotoato P - 700 do processo lumiroso da fotossíntese (Bendall & Hill, 1968), onde se forma um composto chamado x (Figura 15) que tem alto poder redutor, transferindo os elétrons para a ferredoxina para, em seguida, reduzir o NADP a NADPH + H^+ . A enzima redutase do nitrito (Figura 16), utili-

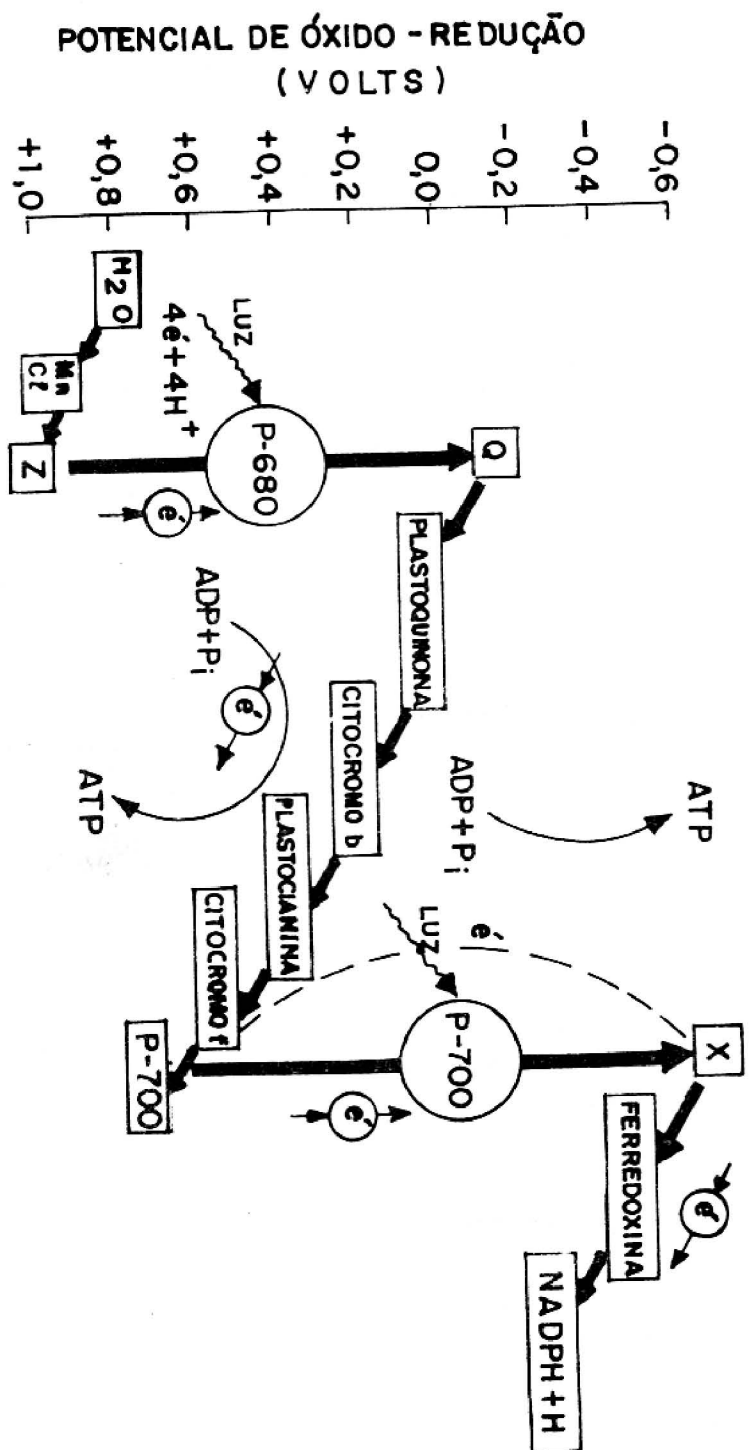


FIGURA 15 – Esquema dos dois fotoatos da reações luminosas da fotossíntese, salientando-se o transporte de eletrons e a produção do poder redutor. De Bendall e Hill (1968), modificada pelos autores.

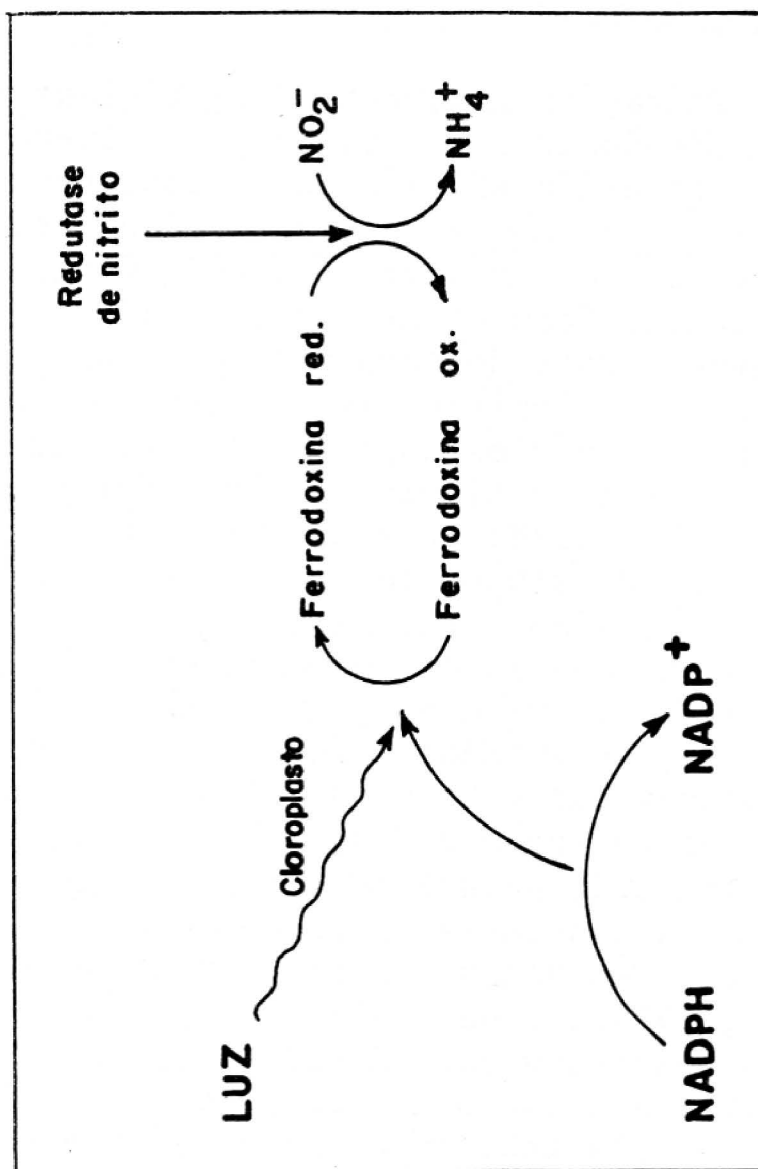


FIGURA 16 - Papel da ferrodoxina na redução de nitrito. De Crocomo (1979).

za o NADPH e a ferredoxina no processo de redução, reduzindo assim o "poder redutor" da fixação do CO₂ no ciclo do carbono.

V - FATORES LIMITANTES RELACIONADOS COM AS CONDIÇÕES DO AMBIENTE

Além das limitações internas, fisiológicas e bioquímicas da planta do algodoeiro, e externas, envolvendo a planofilia do dossel com reduzida eficiência da interceptação e distribuição da luz, mesmo com a otimização dos fatores de produção manipuláveis, ocorrem barreiras ou limitações relacionadas com o ambiente. Como planta de metabolismo fotossintético C₃, com elevado ponto de compensação de CO₂, o algodoeiro responde de maneira significativa ao aumento de CO₂ da atmosfera, incrementando vários aspectos do seu crescimento e desenvolvimento, tais como fitomassa, área foliar e produtividade (Mauney et al., 1978; Krizek, 1986). Com o aumento da concentração do CO₂ de 330ppm (normal) para valores acima de 660ppm, a fotorrespiração é reduzida devido ao decréscimo na capacidade de oxigenação da enzima de carboxilação, pois ocorre competição entre o CO₂ e o O₂ (Magalhães, 1979), pelo sítio ativo da enzima, aumentando a fotossíntese líquida e o coeficiente de produtividade. Na verdade, os efeitos benéficos do aumento da concentração de CO₂ do ambiente, logicamente são até certos limites, pois em atmosfera enriquecida de CO₂ acima de 630ppm, a concentração de amido nas folhas aumenta muito mais de três vezes o normal em atmosfera com 330 ppm (Mauney et al., 1979), e os efeitos na produtividade da cultura do algodão podem ser considerados como compostos e complexos (Krizek, 1986), alterando muitos processos fisiológicos e bioquímicos das plantas, em especial a fotorrespiração e a fotossíntese. Com a elevação do teor de CO₂ do ar de 330 para 630ppm, Mauney et al. (1978) verificaram alterações importantes na planta do algodão com aumento no número de frutos e peso médio de frutos, dois componentes da produção. Tais resultados e outros são apresentados na Tabela 4. É importante observar que o aumento da produção por planta foi função da redu

TABELA 4 COMPONENTES DA PRODUÇÃO DE PLANTAS DE ALGODÃO EM FUNÇÃO DA CONCENTRAÇÃO DE CO₂ DA ATMOSFERA

	CONCENTRAÇÃO DE CO ₂ (PPM)	
	330	630
- ÁREA FOLIAR (DM ² /PLANTA)	195	260
- FITOMASSA TOTAL (G/PLANTA)	650	950
- FLORES/PLANTA	69	110
- FRUTOS/PLANTA	37	80
- % DE RETENÇÃO DE FRUTOS	54	74
- PESO DE 1 CAPULHO	4,7	5,5
- PRODUÇÃO DE FIBRA (G/PLANTA)	61	170
- PRODUÇÃO SEMENTE (G/PLANTA)	114	274
- AUMENTO DA PRODUÇÃO DEVIDO (%)		
. AO AUMENTO NO NÚMERO DE FLORES/PLANTA		47
. AO AUMENTO DA RETENÇÃO		29
. AO AUMENTO DA FIBRA/CAPULHO		24

DE HAUNEY ET AL (1973), MODIFICADA PELOS AUTORES

ção do "shedding" e do incremento de fibra/capulho. Resultados semelhantes com atmosfera enriquecida com 1.000 ppm de CO₂ foram obtidos por Guinn (1972), citado por Krizek (1986). Em atmosfera enriquecida com CO₂, Mauney et al. (1979) verificaram que a taxa de crescimento relativo e a taxa assimilatória líquida do algodoeiro herbáceo aumentaram muito, em especial em plantas no estágio juvenil e ocorre um substancial aumento na eficiência do uso da água (Wong, 1980), devido à redução do processo de transpiração, conforme pode ser verificado nas Figuras 17 e 18. O algodoeiro herbáceo, quando comparado a culturas de metabolismo C₄ eficiente, sem fotorrespiração detectável, à semelhança de outras plantas de rota fotossintética C₃, apresenta respostas mais substanciais ao aumento da concentração do CO₂ da atmosfera (Tabelas 5 e 6), salientando que para espécies C₃ o teor de CO₂ atual da atmosfera é realmente um fator limitante da produção, como foi colocado por Loomis & Williams (1963); Nichiporovich (1956), citados por Ashley et al. (1965). Na Tabela 6 verifica-se que com uma concentração de 4.750 ppm de CO₂ na atmosfera, 14 vezes o normal atual, a espécie C₄ apresentou redução de fotossíntese quando comparado a esta reação anabólica, verificada a 1.600 ppm de CO₂ na atmosfera, fato que não ocorreu com o algodoeiro, segundo El-Sharkawy & Hesketh (1965). Evidentemente que a resposta da planta à concentração do CO₂ do ambiente depende de vários fatores, como as condições meteorológicas, a distribuição do fluxo de CO₂ dentro do dossel da cultura (Anderson, 1975; Wittwer, 1978) o estágio de desenvolvimento da cultura (Krenzer & Moss, 1975), da própria concentração do CO₂ e do tempo de exposição da planta à atmosfera enriquecida. (Aoki & Yabuki, 1977; Raper & Reedin, 1978). O tempo de exposição da planta à atmosfera enriquecida com CO₂ é muito importante, conforme foi verificado por Aoki & Yabuki (1975) trabalhando com pepino (*Cucumis sativus*) com concentração de 1.200; 2.400 e 5.500 ppm, que verificaram que as taxas fotossintéticas no início foram duas vezes maior que a obtida na atmosfera com nível normal de CO₂, 300 a 330 ppm, porém, passados cinco dias nas concentrações de 2.400 e 5.500 ppm, caíram abaixo do controle e na concentração de 1.200 ppm; com 15 dias de respiração as plantas fotossintetizavam abaixo da testemunha, indi

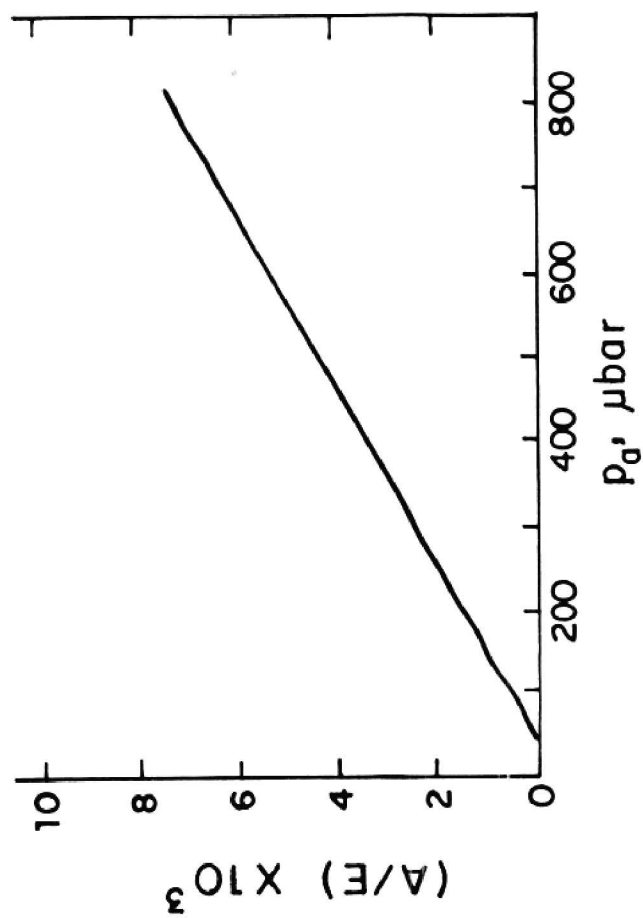
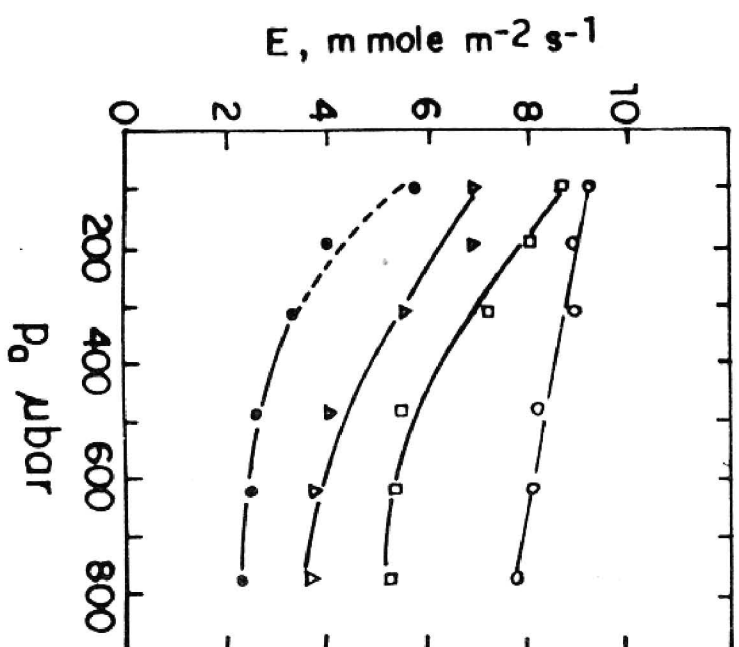


FIGURA 17 - Eficiência no uso da água (A/E) em mol CO_2 /mol H_2O do algodoeiro herbáceo como influenciado pela concentração de CO_2 (P_a) em $\mu\text{l/l}$ ou μbar . De Krizek (1986).



LEGENDA

○ = 24 mμ NO₃⁻
 □ = 12 mμ NO₃⁻
 Δ = 4 mμ NO₃⁻
 ● = 0,6 mμ NO₃⁻

FIGURA 18-Taxa de transpiração (E) do algodoeiro herbáceo em função da concentração de CO₂ com vários níveis de nutrição nitrogenada. De Wong (1980), modificada pelos autores.

TABELA 6 . TAXAS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (PN) EM MG CO₂ DM⁻²HR⁻¹
DE VÁRIAS ESPÉCIES EM CONDIÇÕES NORMAIS DE CO₂ E
ATMOSFERA ENRIQUECIDA

ESPÉCIES	PN		
	CO ₂ UL.L ⁻¹ (PPM)		
	300	1600	4750
- MILHO	60	103	71
- GIRASSOL	45	100	90
- ALGODÃO	45	70	95
- AVEIA	33	-	66
- FUMO	27	67	-
- QUIABO	27	66	-
- SOJA	25	56	-

DE EL - SHARKAWY E HESKETH (1965)

cando que o teor de CO_2 da atmosfera pode reduzir a fotossíntese. Fato semelhante foi verificado por Raper & Peedin (1978) trabalhando com fumo (*Nicotiana tabacum* L.), com atmosfera de apenas 1.000ppm de CO_2 por um período de 35 dias, onde as plantas apresentaram taxa de fotossíntese de somente 70 a 80% das plantas mantidas na atmosfera normal. No caso do algodoeiro herbáceo, alguns pesquisadores (Baker, 1965; Wong, 1979; Harper et al., 1973a, b e c) têm verificado que há resposta positiva da planta ao aumento da concentração de CO_2 da atmosfera e que tal aspecto pode ser econômico, a nível de campo, com aumento na produtividade da cultura. No Mississippi, USA, em condições de campo, Harper et al. (1973c), mantiveram a concentração de CO_2 a nível de dossel de 450 a 500ppm, liberando esta substância na dosagem de 222,6 kg/ha/hora.

VI - CONSIDERAÇÕES HOLÓTICAS ENVOLVENDO FATORES DA PLANTA (ORGANOGRÁFICOS, BIOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS) E DO AMBIENTE

Conforme se constatou nos itens anteriores deste trabalho, a planta do algodão, também denominada xilo, apresenta limitações intrínsecas e extrínsecas que fazem com que haja uma grande defasagem entre a produtividade real e a potencial, mesmo considerando a otimização de todos os fatores de produção conhecidos e manipuláveis. Diferentemente da maioria das plantas de metabolismo fotossintético C_3 e sendo considerada heliófila sem ecofisiologicamente atingir a saturação luminosa com o máximo da radiação solar (Baker et al., 1972), embora os macrófilos individualmente cheguem à saturação com níveis de luminosidade abaixo do máximo (Hesketh & Baker, 1967; Zelitch, 1971), pois além de possuir enzima de carboxilação com baixa afinidade pelo CO_2 quando comparada à PEP-carboxilase das plantas C_4 (Black Jr., 1973), as folhas do algodoeiro, semelhantemente às demais espermatófitas, se comportam como entidades individuais em relação à luz (Ethington, 1975), transformando-se irreversivelmente em fonte, no sentido de produzir e exportar assimilados, após atingirem

um terço do seu tamanho final em condições otimizadas, fato que ocorre, dependendo da cultivar, no período de sete a oito dias do desenvolvimento da folha (Constable & Rawson, 1980a). Diferentemente da maioria dos fitossistemas eucarióticos, fanerogâmicos e espermatófitos, onde os órgãos de reprodução sexuada, drenos de elevada atividade, geralmente estão próximos de macrófilos jovens, fontes de grande atividade fotossintética, no algodoeiro os frutos crescem e se desenvolvem perto de trofófilos mais velhos, que apresenta redução da taxa fotossintética ainda quando o fruto está em pleno crescimento (Elmore et al., 1967; Brown, 1973; Constable & Rawson, 1980b), limitando assim a disponibilidade de assimilados (Benedict et al., 1973), colaborando para o "shedding" fisiológico das estruturas de reprodução da planta do algodoeiro, em especial os frutos que, em média, dependendo da cultivar e condições de cultivo, caem em torno de 75% (Constable & Rawson, 1980b). O algodoeiro é uma planta de morfologia e estrutura muito complexa, a ponto de Mauney (1986) afirmar que entre as plantas cultivadas possivelmente ela seja a de maior complexidade e, em função da sua organogênese peculiar, os frutos surgem bem depois das folhas, tanto das do ramo (vegetativas), que são as primeiras que aparecem para alimentar os ramos em crescimento e desenvolvimento, quanto das frutíferas que surgem no lado oposto de cada fruto. Na Figura 19 pode-se observar um ramo simpodial do algodoeiro herbáceo, evidenciando-se que em cada nó tem-se um fruto e uma folha. Neste particular, devido ao estresse térmico, a folha vegetativa, principal responsável pela alimentação do ramo e dos frutos, em especial dos dois primeiros, principalmente nos nós abaixo do nono (Wullschlegel e Oosterhuis, 1990), está em senescência prematura, como também a folha frutífera do primeiro ramo. Mesmo em condições otimizadas para o crescimento e o desenvolvimento do algodoeiro ocorre a não sincronia entre a folha subtendida e o fruto, sendo tal aspecto uma das causas da elevada taxa de "shedding" das estruturas de reprodução apresentada pela planta do algodoeiro, pois a folha do ramo não tem condições de, sozinha, alimentar todos os frutos do ramo, se autoalimentar e também enviar assimilados para outros órgãos não-autotróficos da planta, como raízes e caule, obedecendo



FIGURA 19. Ramo frutífero do algodoeiro herbáceo, evidenciando-se os pontos de frutificação (1 folha: 1 fruto) e o dissincronismo entre a idade da folha e do fruto

ao efeito filotático (Brown, 1968), embora sejam de suma importância para a nutrição dos frutos, conforme foi verificado por Souza & Silva (1988); Beltrão et al. (1988); Souza & Silva (1991). Comparado com outras plantas cultivadas, em especial de metabolismo fotossintético C_4 , como o sorgo (*Sorghum vulgare* L.) e o milho (*Zea mays* L.), que apresentam em condições normais, em especial de luminosidade, taxas fotossintéticas elevadas, acima de $60 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$, o algodoeiro herbáceo apresenta taxas em torno de $45 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ (Muramoto et al., 1967; El-Sharkawy et al., 1965; Hesketh, 1968), com a radiação solar no máximo, pois com baixa irradiação o que ecofisiologicamente ocorre no dossel vegetal de agroecossistemas cotinícolas, a taxa fotossintética é bem menor, devido ao sombreamento mútuo dos trofófilos. A taxa de troca de CO_2 em folhas de algodoeiro herbáceo, com a luminosidade próximo do máximo, atinge o ponto superior, quase $50 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, quando está nova, com um a dois dias do início da expansão, decrescendo rapidamente até chegar a cerca de $10 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, 45 dias após a expansão, conforme pode ser visualizado na Figura 20. (Muramoto et al., 1967). É, entretanto, dentro deste período e em especial do sétimo para o oitavo dia da expansão, quando o requerimento máximo de assimilados é atingido, ou seja, a folha comporta-se como dreno, respirando mais do que o que produz via fotossíntese e somente se torna um exportador de assimilados no final do oitavo dia do início da expansão (Constable & Rawson, 1980a), atingindo o máximo de exportação aos 22 dias de idade, cerca de $1,0 \text{ mg C/cm}^2/\text{dia}$ em dias de sol pleno e sem limitações de água e nutrientes. A fotossíntese líquida da folha do algodoeiro em luz de saturação (F_{max}) de acordo com Constable & Rawson (1980b) aumenta rapidamente durante os primeiros 13 dias após o início da expansão laminar e depois de 25 dias começa a cair, sendo que por volta dos 68 dias, F_{max} atinge somente 20% do valor alcançado aos 25 dias do início do processo de expansão foliar, conforme pode ser verificado na Figura 21. Observa-se, nesta figura, que a transpiração acompanha as variações da fotossíntese, atingindo o máximo, cerca de $13 \text{ ng mol H}_2\text{O/cm}^2/\text{s}$ aos 13 dias e começa a declinar após os 25 dias, atingindo valor de $4 \text{ ng mol H}_2\text{O/cm}^2/\text{dia}$ por volta dos 68 dias de idade. O consumo via respiração

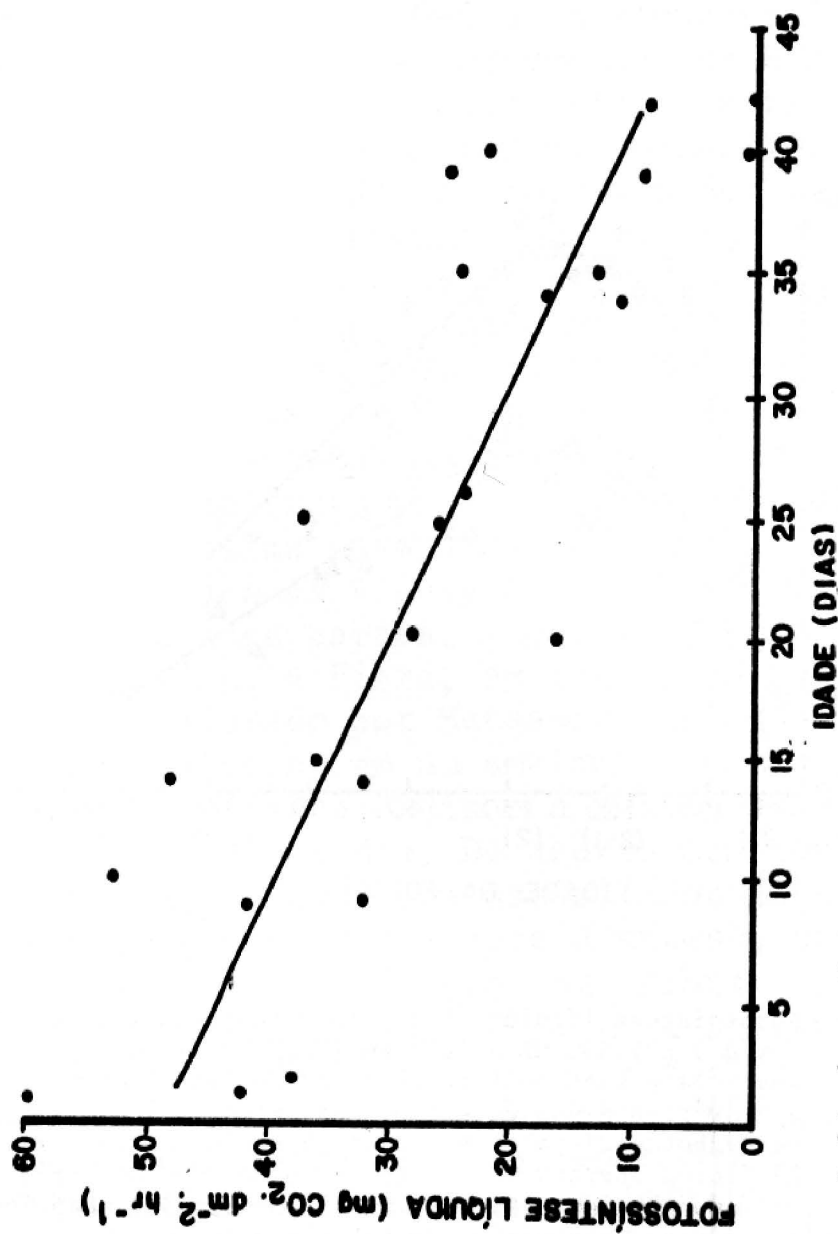


FIGURA 20-Taxa de fotossíntese líquida de tomas de aguçoeiro (*G. hirsutum*, cultivar Deltapine Smoothleaf) em função da idade da folha. De HUMAROTO, H. et al (1967).

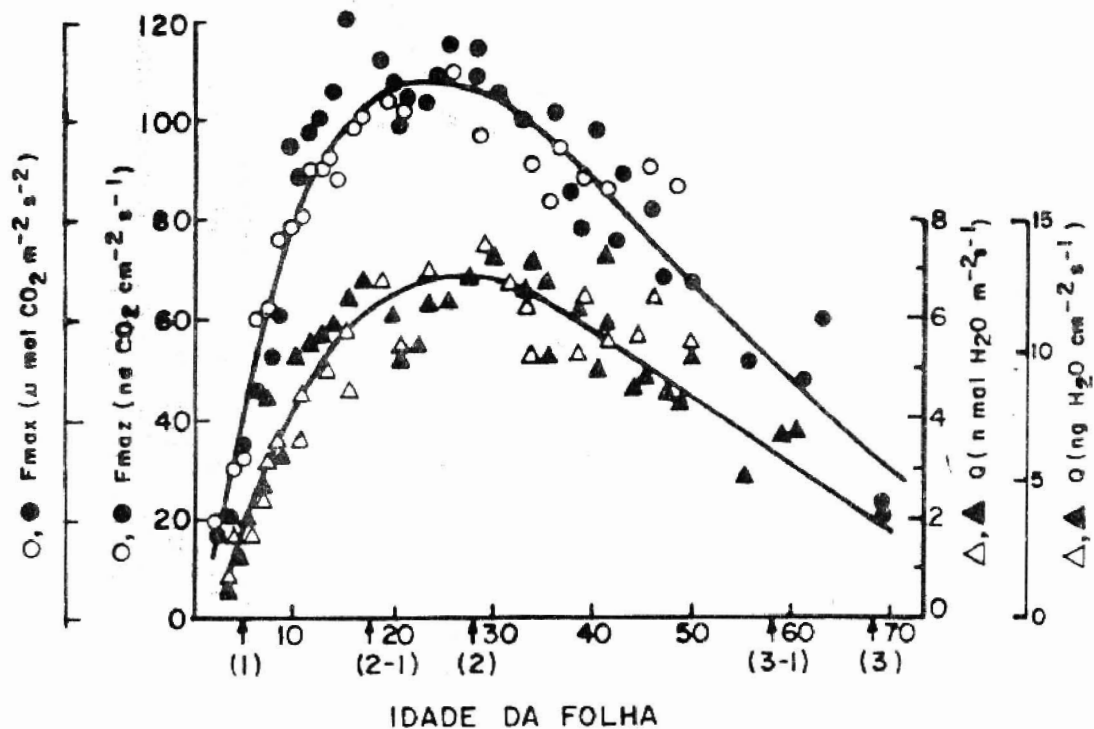


FIGURA 21 - Fotossíntese líquida (F_{max}) (●,○) e transpiração (Q) (▲,△) a $2.000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em função da idade da folha. As partes sólidas representam dados de inverno e os vários dados de verão. As retas indicam: 1) fase de botão floral visível na 1ª posição frutífera; 2) flores abertas em relação à folha do eixo principal ou folha do ramo frutífero (2 - 1); 3) capulho com o peso seco máximo em relação à folha do eixo principal ou folha do ramo frutífero (3 - 1). De: Constable & Rawson. (1980 b)

oxidativa ou escura (R_D) da folha atinge o pico entre o sétimo e o décimo sétimo dia com valores em torno de $1,5 \text{ mg CO}_2 / \text{cm}^2 / \text{s}$ (Constable & Rawson, 1980b), podendo chegar a cerca de $5 \text{ mg/cm}^2 / \text{s}$ na temperatura de 30°C e um fluxo radiante de $2000 \text{ } \mu\text{E/m}^2 / \text{s}$ (saturante), conforme informações de Hearn & Constable (1984). As brácteas, por outro lado, que representam o terceiro verticilo floral e surgem na formação do botão floral, produzem somente metade das necessidades de assimilados do botão em crescimento e apenas cerca de 5% a no máximo 8% das necessidades do fruto em crescimento (Sathe, 1981, Hearn & Constable, 1984). A dissincronia entre a produção de assimilados via macrófilos e a utilização deles nos drenos úteis, do ponto de vista econômico, os frutos, ocorrem não somente devido às diferenças de idade entre as folhas, em especial as próximas do fruto, mas também à alocação dos assimilados a diferentes taxas nas partes do próprio fruto, conforme pode ser verificado na Figura 22, que relaciona o aumento de peso do fruto e suas partes, inclusive a principal, do ponto de vista econômico, a fibra, em função do período de maturação do fruto, considerado por Mutsaers (1976) de 50 dias para cultivares herbáceas em um ambiente com temperaturas médias de 30 a 20°C , durante o dia e a noite, respectivamente, e com 12 horas de luz por dia. De acordo com Benedict et al. (1973) a incorporação máxima de assimilados no epicarpo ocorre entre o oitavo e décimo dia após a antese, completando-se com 30 dias (Figura 23), enquanto na fibra a incorporação atinge o máximo dos 23 aos 40 dias da antese (Figura 24) quando a fotossíntese das fontes, os trofófilos, já está em declínio (Figuras 20 e 21), independente dos fatores externos do ambiente. Os frutos são realmente drenos de elevada atividade fisiológica e recebem os assimilados produzidos pelas folhas via sacarose, que é o principal carboidrato que se transloca pelo floema (Street e Opik, 1974). Em estudos com sacarose marcada C_{14} , Sabbe & Cattey (1969) verificaram que antes do aparecimento dos frutos a sacarose migra dos ramos simpodiais para as raízes; porém, assim que os frutos iniciam seu crescimento, a prioridade da planta na alocação de assimilados muda, indo para tais estruturas de reprodução e a sacarose marcada, quando aplicada no primeiro ramo frutífero

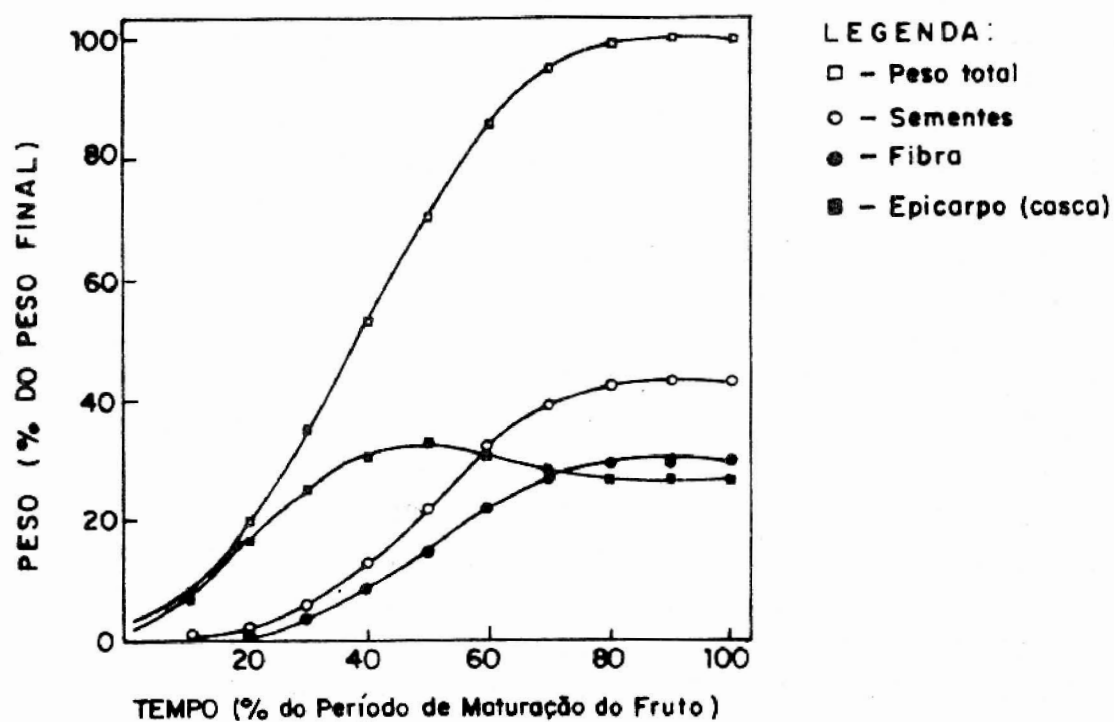


FIGURA 22 - Padrões de crescimento do fruto do algodoeiro herbáceo e seus componentes. De Mutsaers (1976), modificada pelos autores.

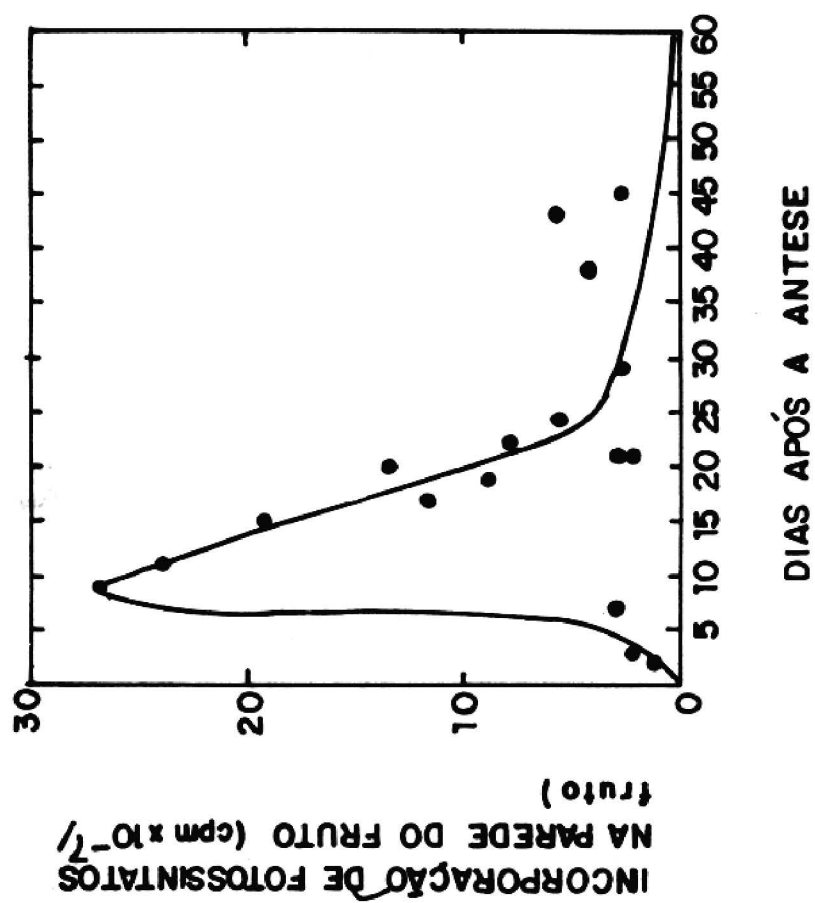


FIGURA 23 – Incorporação de fotossintatos C₁₄ nas paredes dos frutos do algodoeiro herbáceo, cultivar Paymaster III. De Benedict et al (1973).

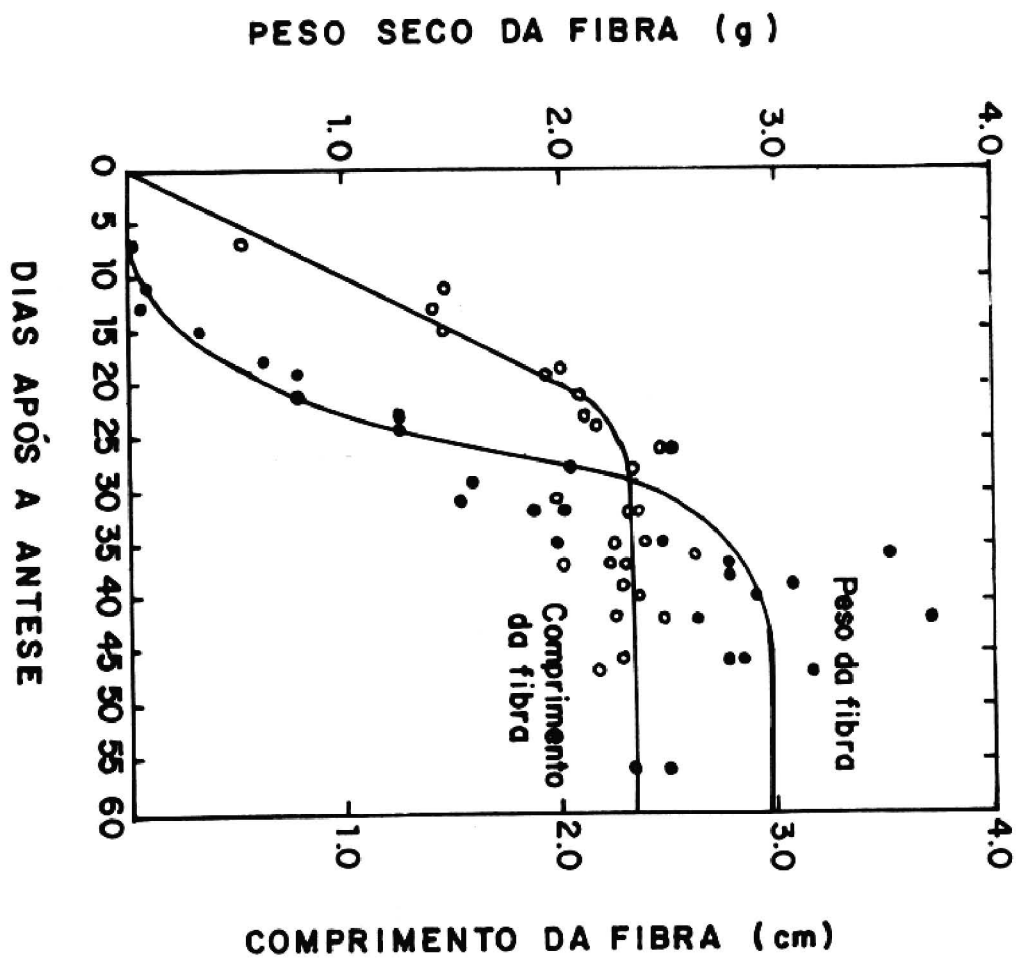


FIGURA 24 – Comprimento da fibra e peso seco da fibra em frutos de algodoeiro herbáceo, cultivar Paymaster III. De Benedict et al. (1973).

ro, tende a acumular-se no primeiro ponto de frutificação, indicando, desta forma, que o tamanho e a atividade do dreno que definem sua "força" são importantes na convergência de metabólitos. Na Tabela 7 pode-se observar o que foi dito anteriormente, denotando-se as mudanças de prioridade na alocação de assimilados produzidos nos ramos frutíferos em função do surgimento das estruturas de reprodução da planta do algodoeiro.

O fruto do algodoeiro, como dreno de elevada atividade, recebe, segundo Brown (1968), assimilados das brácteas, parede dele próprio (epicarpo), folha subtendida (frutífera), folha vegetativa ou do ramo, também chamada de subtendida do ramo frutífero e de folhas mais altas do mesmo lado do caule. Embora Ashley (1972) em estudos com produtos marcados (C_{14}), de curta duração, em laboratório, tenha observado que a fonte primária de fotoassimilados para o fruto seja sua folha subtendida, outros autores verificaram que as folhas do ramo, em especial dos nós mais baixos onde exatamente os frutos são maiores, são as principais responsáveis pela alimentação do fruto (Constable & Rawson, 1980a; Souza & Silva, 1988; Beltrão et al., 1988; Wullschlegel & Ooserhuis, 1990). Na Figura 25 pode-se observar o frutograma de um ramo frutífero do algodoeiro herbáceo, segundo ramo (R_2), denotando-se a folha do ramo (FR_2) os frutos segundo sua ordem no ramo ($F_1 \dots F_n$) e suas respectivas folhas subtendidas ($FF_1 \dots FF_n$).

Devido à complexidade organográfica da planta do algodão, da organogênese e plastocrono e especialmente da geometria do dossel vegetal, com planofilia acentuada e elevado coeficiente de extinção da luz, atingindo cobertura total com baixo índice de área foliar (Figura 26), há problemas de nutrição dos frutos, além das limitações bioquímicas já comentadas. Em plantas de algodão com crescimento e desenvolvimento satisfatório Barreiro Neto et al. (1983) nas condições de Nordeste brasileiro, verificaram que, em média, são formados 15 ramos frutíferos por planta, iniciando-se a emissão a partir do quinto nó e o número de pontos frutíferos do ramo varia de dois a cinco em condições de campo (Mauney, 1986), embora teoricamente possa chegar a 12 nós, como no modelo de Thorp (1962), citado por Mauney (1986). Na Tabe

TABELA 7. ESTÁDIO DE DESENVOLVIMENTO DA PLANTA E ACUMULAÇÃO DE HIDROLIZADOS SOLÚVEIS MARCA-
DOS (C_{14}) E SOLÚVEIS EM ETANOL PLANTAS DE ALGODÃO.

		RADIOATIVIDADE (cpm/mg)			
TRATAMENTOS COM REFERÊNCIA A PRIMEIRA FLOR.	RAÍZES	1º RAMO FRUTÍFERO	2º RAMO FRUTÍFERO	3º RAMO FRUTÍFERO	
		1º FRUTO	1º FRUTO* 2º FRUTO	3º FRUTO	
COMPOSTO SOLÚVEIS C ₁₄ EM ETANOL					
2 semanas antes	550	4	41	-** 14	
1 semana antes	45	0	408	111 13	
1 dia antes	20	0	427	200 20	
1 dia depois	0	10	358	309 27	
COMPOSTO HIDROLIZADOS C ₁₄ ALCALINOS					
2 semanas antes	52	116	23	-** 26	
1 semana antes	72	10	64	89 13	
1 dia antes	44	17	320	111 68	
1 dia depois	86	13	252	172 15	

* ponte de aplicação de sacarose C_{14}

** fruto não analisado.

DE SABBE E CATHEY (1969)



FIGURA 25. Frutograma e tipos de folhas do algodoeiro herbaceo. R2: 2º ramo frutífero, FR2; folha do ramo, F1...Fn: frutos segundo sua ordem e FF1...FFn: folhas subtendidas dos frutos segundo sua ordem

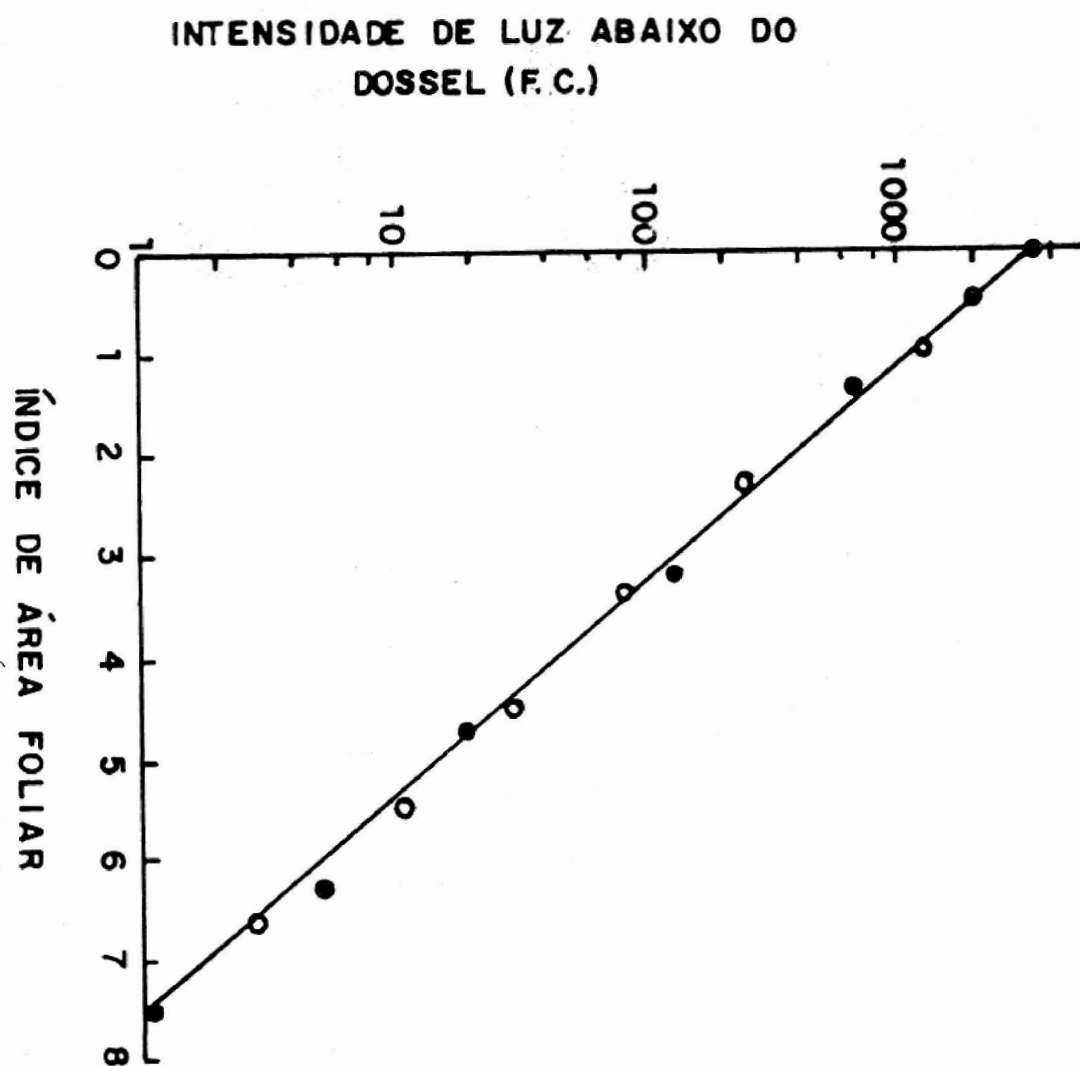


FIGURA 26 - Perfil do luz dentro de uma comunidade de algodão, cultivar Deltapine 15. De Ludwig et al. (1965).

la 8 pode ser verificado que as folhas vegetativas, além de serem maiores que as frutíferas, especialmente as mais afastadas e a partir do segundo nó de frutificação, têm vida maior, sobretudo nos nós mais baixos. Conforme foi observado por Wullschleger & Oosterhuis (1990), além de não haver o sincronismo entre a produção de assimilados, via fotossíntese, que atinge o máximo antes da antese e a utilização dos assimilados, via respiração de crescimento e manutenção das estruturas dos drenos úteis, os frutos, ocorre no algodoeiro verdadeiro trânsito de metabólitos. Pode-se observar, na Tabela 8, que em todos os nós, especialmente os principais do oitavo ao décimo segundo, as folhas do ramo, apresentam a maior produção de carbono, via assimilação clorofiliana, que as folhas frutíferas, opostas e junto dos frutos. Logicamente que, sendo maior, as folhas do ramo gastam mais energia, via processo respiratório, para o seu próprio crescimento e manutenção estrutural, via "turnover" celular, porém o saldo, ou seja, a produção líquida de carboidratos, é bem maior que as folhas dos frutos. Na Tabela 9 pode ser observado que o carbono requerido pelo primeiro fruto do oitavo nó caulinar é bem maior que o que a folha subtendida do fruto produz no seu balanço de CO_2 , tendo que exportar cerca de 72,9% de suas necessidades, especialmente da folha do ramo. Os requerimentos de importação de carbono, na forma de carboidratos, vão sendo reduzidos na medida em que se eleva a ordem do nó caulinar acima do oitavo, porém os frutos são menores e a tendência, em especial, os posicionados a partir do terceiro ponto de frutificação, é cair, via "shedding", por problemas nutricionais e possivelmente hormonais (Guinn, 1982). Na Figura 27 pode ser verificado que nos nós caulinares mais baixos a produção de carbono pelas folhas frutíferas não é suficiente para o crescimento pleno dos frutos que surgem nos nós inferiores, como o oitavo, fato que não ocorre no décimo segundo nó, na média dos frutos. No entanto, o peso seco dos frutos começa a ser reduzido, mesmo nos nós mais elevados, a medida em que o fruto tem seu ponto de inserção no ramo afastado da folha do ramo, conforme pode ser observado na Figura 28. Além de ser maior e ter longevidade superior, a folha do ramo, tanto em condições satisfatórias de potencial hídrico como em estresses fracos (-15 a -20 bars)

TABELA 8. PRODUÇÃO DE CARBONO POR FOLHAS DO RAMO (FR) E POR FOLHAS DOS FRUTOS (SUBTENDIDAS) (FF) NAS POSIÇÕES P₁, P₂ E P₃ NO RAMO FRUTÍFERO NO Dossel do Algodoeiro Herbáceo, Cultivar Stoneville 506.

VARIÁVEIS	Nº DO CAULE E POSIÇÃO DA FOLHA											
	8º N.º				10º N.º				12º N.º			
	FR	FFP ₁	FFP ₂	FFP ₃	FR	FFP ₁	FFP ₂	FFP ₃	FR	FFP ₁	FFP ₂	FFP ₃
- PERÍODO MEDIDO (DIAS) ¹	75	69	57	51	74	60	50	43	57	46	35	27
- ÁREA FOLIAR (CM ²)	163	111	88	56	176	119	80	52	103	83	58	50
- CARBONO PRODUZIDO PELA FOLHA (MG)	2734	1632	1051	889	3571	2158	1848	1026	2783	1788	770	532
- CARBONO PARA O CRESCIMENTO DA FOLHA (MG)	497	295	222	134	498	324	198	136	527	281	156	132
- CARBONO PARA RESPIRAÇÃO OXIDATIVA (ESCURA) (MG)	637	460	338	203	700	425	285	164	545	263	151	96
- CARBONO LÍQUIDO PRODUZIDO PELA FOLHA (MG)	1600	877	471	552	2573	1409	1385	726	1711	1244	463	304

¹TEMPO DECORRIDO DO DESENGOLAR DA FOLHA À MATURIDADE DA CULTURA.

De Mullischleger e Oosterhuis (1990)

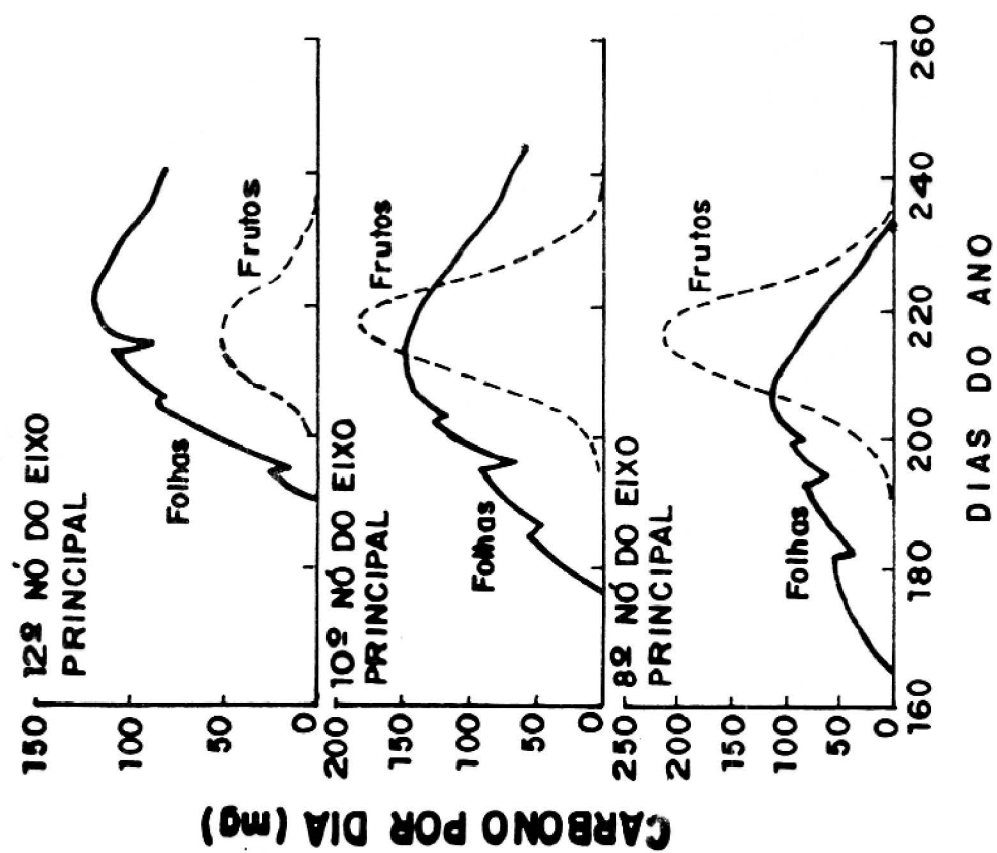


FIGURA 27 — Produção global de carbono por todas as folhas frutíferas dos nós 8, 10 e 12 e utilização de carbono pelos frutos.
De Wullschieger & Oosterhuis (1990)

TABELA 9 . ECONOMIA DO CARBONO NO ALGODOEIRO HERBÁCEO, CULTIVAR STONEVILLE 506. PRODUÇÃO LÍQUIDA DE CARBONO POR FOLHAS INDIVIDUAIS DO RAMO (FR) E AS TRÊS PRIMEIRAS FOLHAS SUBTENDIDAS (DOS FRUTOS) (FFP₁, FFP₂ e FFP₃) NO DOSSEL DO ALGODÃO¹.

VARIÁVEIS	Nº DO CAULE E POSIÇÃO DA FOLHA											
	8º Nº			10º Nº			12º Nº					
	FR	FFP ₁	FFP ₂	FFP ₃	FR	FFP ₁	FFP ₂	FFP ₃	FR	FFP ₁	FFP ₂	FFP ₃
- PRODUÇÃO LÍQUIDA DE CARBONO PELA FOLHA (MG)	1600	877	471	552	2373	1409	1365	726	1711	1244	463	304
- CARBONO REQUERIDO PARA O CRESCIMENTO DO FRUTO (MG)	-	2801	2167	1056	-	2224	1727	734	-	945	447	-
- CARBONO SUPRIDO PELA FOLHA DO FRUTO (MG)	-	759	460	389	-	1123	1091	583	-	927	417	-
- CARBONO SUPRIDO POR IMPORTAÇÃO (%)	-	72,9	78,8	63,2	-	49,5	36,8	20,6	-	1,9	6,7	-

^{1/} DO DESENVOLVIMENTO DA FOLHA AO FINAL DO CICLO.

De Mullischleger e Oosterhuis (1990)

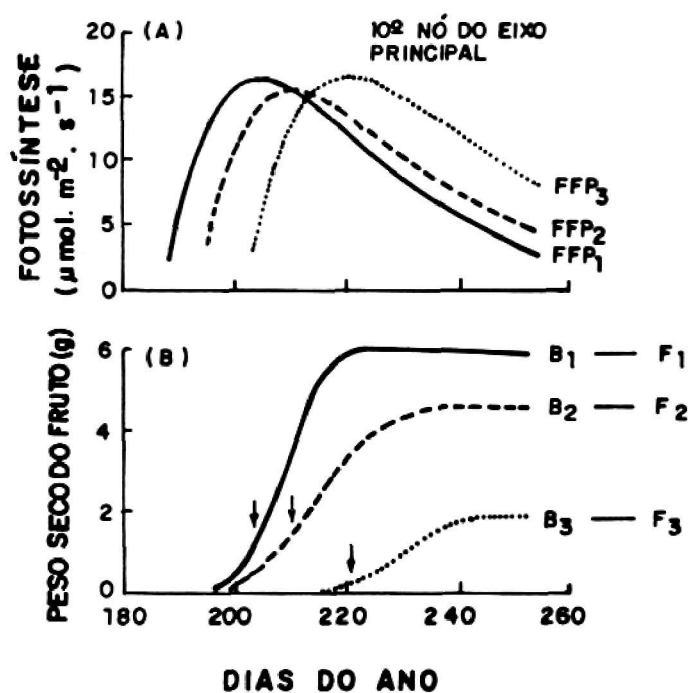


FIGURA 28 – Padrões de fotossíntese (A) das folhas subtendidas (Frutos), FFP₁, FFP₂, FFP₃ e crescimento dos frutos (B) das posições B₁, B₂, e B₃, respectivamente F₁, F₂ e F₃ no ramo frutífero do 10² nó. As setas indicam o tempo da fotossíntese máxima.
De Wullschlegel & Oosterhuis (1990).

e moderado (-20 a -25 bars), Hearn & Constable (1984), apresenta maior taxa de fotossíntese (Figura 29). Redução drástica na taxa fotossintética em condições de campo somente ocorre, tanto em folhas do ramo quanto em folhas frutíferas, com potenciais hídricos abaixo de -30 bars, mesmo sem haver fechamento estomático (Ackerson & Krieg, 1977; Ackerson et al., 1977). Para Krieg & Sung (1986) a taxa fotossintética por unidade de área foliar começa a ser afetada quando o potencial hídrico foliar cai para valores abaixo de -15 bars, conforme se observa na Figura 30. Outro grande problema do algodoeiro é que em uma planta de crescimento indeterminado, ocorre competição entre os órgãos vegetativos e os reprodutivos pois ocorrem simultaneamente em grande parte da vida da planta (Krieg & Sung, 1986) e em cada ramo frutífero há uma diferença grande entre os frutos com relação à idade, sendo que o fruto de primeiro não recebe a maior parte dos assimilados produzidos pela folha do ramo. A diferença de idade entre os frutos em um mesmo ramo que é função do intervalo horizontal de floração, chega a ser de 8 a 12 dias, o que tem grande efeito na força de cada um deles como drenos. No Nordeste brasileiro, trabalhando com a cultivar CNPA Acala 1, Barreiro Neto et al. (1983) verificaram intervalo horizontal de floração de 8,8 dias e vertical de 3,9 dias.

Outro aspecto de importância ecofisiológica na cultura do algodoeiro, do qual, via partição de assimilados, depende a produção econômica, é o balanço entre fotossíntese e respiração, ou seja, as principais reações anabólicas e catabólicas do metabolismo vegetal, pois a produção da cultura é essencialmente a manufatura e a distribuição, no tempo, de fotossintatos. A produção de fitomassa de qualquer cultura é expressa pela equação

$$Y = \int_{t_1}^{t_2} (P_n) dt, \quad \text{onde } P_n \text{ se refere à}$$

fotossíntese líquida e t o tempo. De acordo com Baker & Hesketh (1969); Hesketh et al. (1971), o balanço instantâneo do processo de produção a nível de campo é dado pela expressão $dW/dt = P - RW$, onde dW é a fitomassa por unidade de área de solo (mg/dm^2), t é o tempo em minuto, R é a taxa de respiração por unidade de peso seco ($mg/g/min$), W é a fito

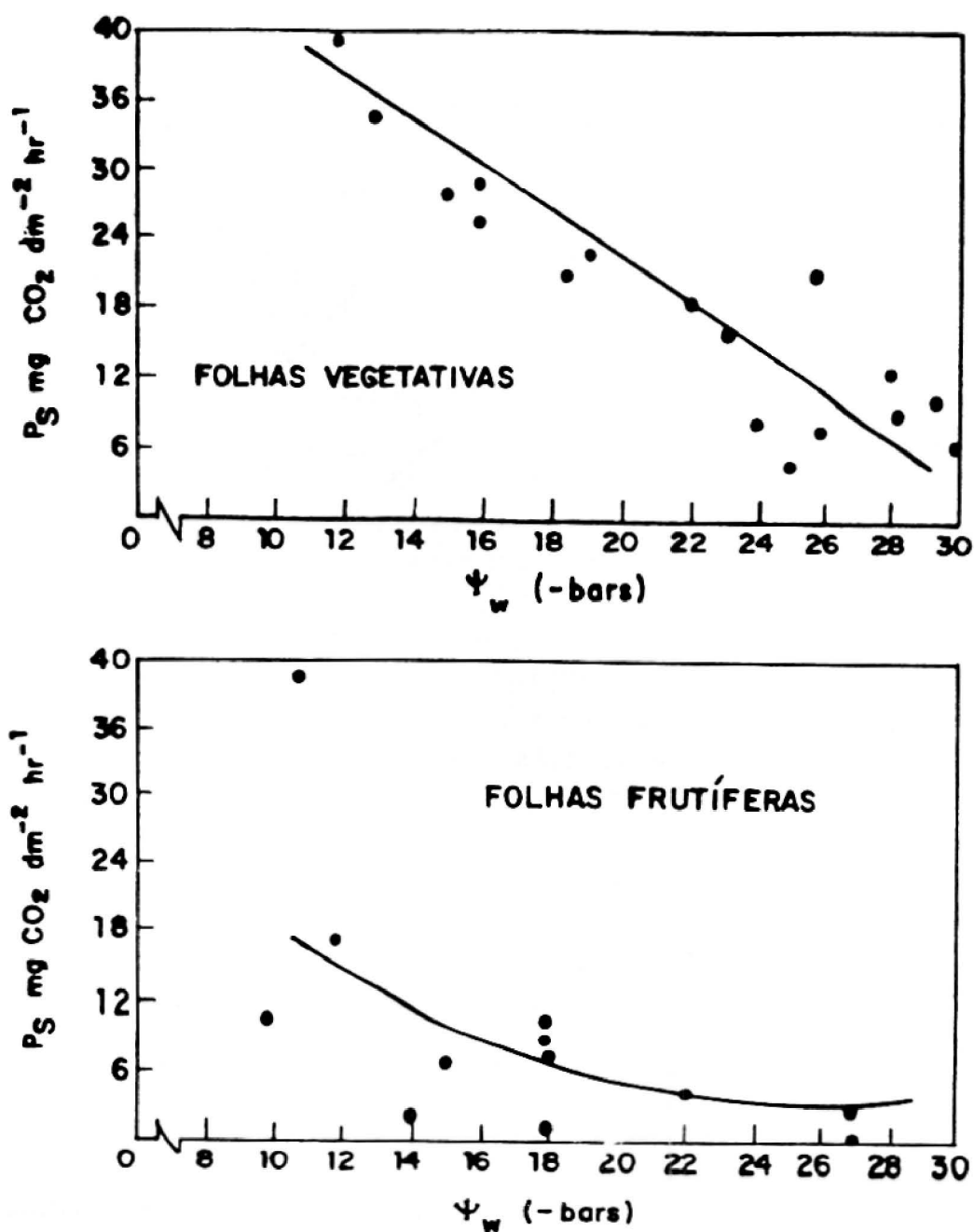


FIGURA 29 – Relacionamento entre fotossíntese (P_S) e potencial de água na folha dos tipos vegetativa (do ramo) e frutífera (sub-tendida). De Ackerson et al. (1977).

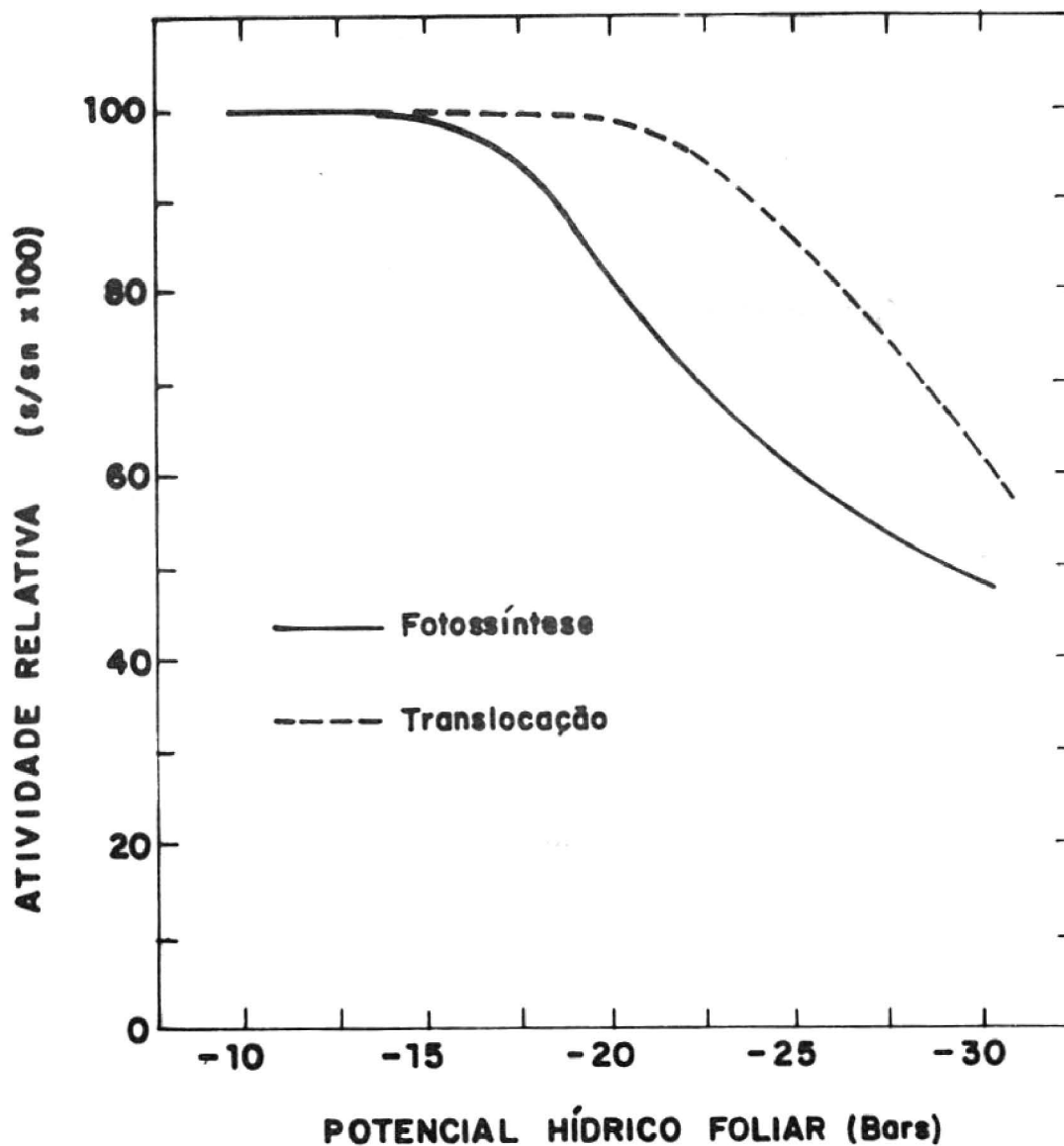


FIGURA 30 - Atividades relativas da fotossíntese e translocação em folhas de algodão em função do potencial hídrico foliar. s=estressada; sn= não estressada. De Krieg & Sung. (1986).

massa da planta por unidade de solo (g/dm^2) e P é a taxa fotossintética ($\text{mg/dm}^2/\text{min}$). O processo respiratório oxidativo (R_W) que ocorre sem cessar em todas as células vivas do algodoeiro, em organelas denominadas mitocôndrias, cuja finalidade é produzir energia, via compostos energéticos e redutores (ATP e NADH_2) e compostos intermediários para o crescimento, envolve dois componentes principais a respiração de manutenção e a respiração de crescimento, ou seja, $R_W = R_O + G_W$. Considerando-se a planta do algodoeiro completa, a respiração chega a representar de 30 a 50% do valor da fotossíntese, sendo que a taxa R_D/P_G (respiração oxidativa/fotossíntese bruta, varia de infinito, no escuro, a 0,29 em condições de alta luminosidade (Baker et al., 1972). A taxa respiratória ($\text{g CH}_2\text{O/g CH}_2\text{O/h}$) em função do peso seco (g), R_W , tem seus componentes R_O = respiração de manutenção ($\text{g CH}_2\text{O/g CH}_2\text{O/h}$) e de crescimento (G_R), respiração requerida para converter CH_2O em peso seco ($\text{g CH}_2\text{O/g CH}_2\text{O}$), variáveis, dependendo da força dos drenos, ou seja, do peso seco (fitomassa) e das taxas de crescimento absoluta e relativa. Na Tabela 10 pode-se verificar que a taxa respiratória total $R_W = R_O W + G_R dw/dt$, para uma mesma condição ambiental varia de acordo com o estado do desenvolvimento do órgão. O fruto do algodoeiro, que representa a parte econômica da planta onde se situa a fibra, seu produto principal, possuidor de complexa constituição (Tabela 11) tem um requerimento de carboidratos muito elevado, com um grande consumo respiratório. Na Tabela 12 observa-se que para um fruto de peso total final de 6,27g há necessidade de 11,52g de carboidratos, ou seja, 56% dos assimilados disponíveis são oxidados para manutenção e crescimento do fruto, além da parte que se perde na forma de energia não utilizada, o calor. A medida em que o fruto cresce, diminui a taxa de crescimento relativo, reduzindo assim a taxa respiratória, conforme pode ser observado na Figura 31. De acordo com Thornley & Hesketh (1972) a taxa de respiração específica do fruto do algodoeiro ($r = m + (1-Y_G/Y_G)1/W.dW/dt$), depende da chamada eficiência de conversão de substrato em fotossintato (Y_G) em peso seco (fitomassa), excluindo a manutenção, além da chamada taxa de respiração de manutenção específica (m). Em condições satisfatórias para o crescimento e o desenvolvi

TABELA 10. TAXAS DE RESPIRAÇÃO DAS ESTRUTURAS DE REPRODUÇÃO DO ALGODOEIRO HERBÁCEO, EM VÁRIOS ESTÁDIOS DO DESENVOLVIMENTO, A UMA TEMPERATURA DE 28°C.

ESTÁDIO	PESO SECO (g)	TAXA RESPIRATÓRIA (mg CO ₂ /g/h).
- Botão floral	0,20	7,10
- Flor um dia antes de abrir	0,37	4,76
- Flor, pela manhã	0,43	27,80
- Flor, pela tarde	0,39	15,80
- Flor, um dia depois de aberta	0,38	2,40
- Fruto pequeno	1,65	3,60
- Fruto grande	4,90	1,90

De Baker e Hesketh (1969).

TABELA 11 , COMPOSIÇÃO FINAL DOS COMPONENTES DO FRUTO DO ALGODOEIRO HERBACEO

CONSTITUINTES QUÍMICOS	CONTEÚDO(%)		
	FIBRA	SEMENTE	CASCA
LIPÍDEOS	0,3	25,7	3,5
COMPONENTES NITROGENADOS	0,5	25,0	6,0
CELULOSE	97,0	15,2	56,0
LIGNINA	0,0	3,8	14,0
CARBOIDRATOS SOLÚVEIS	0,5	3,7	7,0
CINZAS	1,7	27,3	13,5

De Nutsaers (1976), modificada pelos autores

TABELA 12 . REQUERIMENTOS DE CARBOIDRATOS DO FRUTO DO ALGODOEIRO HERBÁCEO, COM UMA TEMPERATURA AMBIENTE DE 30°C E SOLO NA CAPACIDADE DE CAMPO

FORMAS/EVENTOS	g/FRUTO
- RESPIRAÇÃO, FASE DE BOTÃO FLORAL	0,19
- FLORAÇÃO, RESPIRAÇÃO E QUEDA DE FLORES	0,19
- PESO INICIAL DO FRUTO	0,237
- RESPIRAÇÃO POR FASES DO FRUTO:	
. PRIMEIROS 30 DIAS	2,415
. ÚLTIMOS 20 DIAS	2,218
- PESO FINAL DO FRUTO	6,27
- TOTAL	11,52

- De Baker e Heskestad (1969)

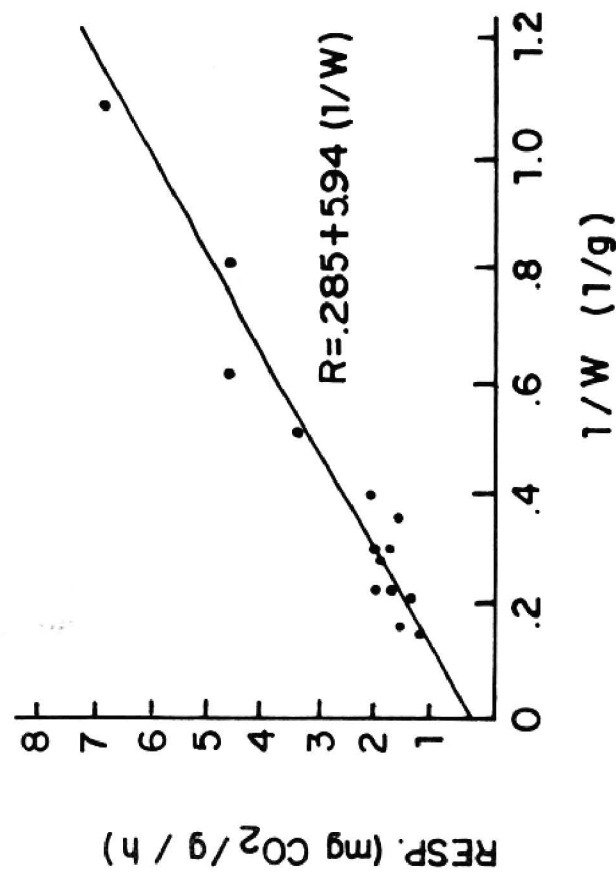


FIGURA 31 - Respiração do fruto do algodoeiro como uma função da recíproca do peso seco (W), idade de 9 a 40 dias. De Hesketh et al. (1971).

mento, a taxa de respiração de manutenção específica é em torno de 0,010 g/g/dia e a eficiência de conversão é de 0,74g de fitomassa/g substrato. Além de carboidratos, o fruto do algodoeiro tem uma elevada demanda por aminoácidos, os blocos construtivos das proteínas, conforme pode ser visualizado na Tabela 13 onde, para cada 100g de peso seco de frutos, há necessidade de 165,4g de carboidratos e 15,4g de aminoácidos que são produzidos nas fontes via fotossíntese.

Em condições de campo e dependendo da configuração de plantio e população, devido às características do dossel da cultura do algodoeiro, tipo planofilar, pode haver forte competição entre os órgãos vegetativos e frutíferos, reduzindo a produção econômica da cultura. Em condições satisfatórias de cultivo uma comunidade algodoeira atinge o índice de área foliar de 1 com aproximadamente seis a oito semanas da emergência das plântulas, podendo chegar a 5 após cinco a seis semanas, em cultivares de ciclo intermediário (140 a 160 dias); no entanto, conforme salientam Ashley et al. (1965) nem sempre um LAI acima de 5 é benéfico para a produção econômica da planta. Para Crowther (1934); Mendis (1965), o LAI satisfatório para o caso do algodoeiro estaria em torno de 2. Segundo Ashley et al. (1965) há uma correlação estreita entre a produtividade da cultura e a quantidade de folhas presentes nas plantas no início do crescimento (até os primeiros 75 dias da emergência), porém ocorre correlação negativa entre o LAI e o número de capulhos quando se considera o período final do crescimento e desenvolvimento das plantas. Na Figura 32 pode ser observada a relação entre o LAI e a produtividade da cultura para os primeiros 75 dias da emergência das plantas, e na Tabela 14 pode-se visualizar as correlações entre o LAI nas fases inicial e final da cultura com várias características do crescimento da cultura do algodoeiro. Aumentando-se a densidade de plantas pode ocorrer, dependendo das condições de cultivo, redução na disponibilidade de carboidratos para os frutos. Na Tabela 15 pode-se verificar que em um dos anos com populações maiores, o nível de açúcares total disponível foi reduzido significativamente.

Em função do que já foi apresentado e discutido anteriormente é que ocorre esta grande diferença entre a realidade e o vir

TABELA 13. QUANTIDADES DE SUBSTRATOS REQUERIDAS E CO₂ DESDOBRADO NA PRODUÇÃO DE 100g DE FRUTOS MADUROS DE ALGODÃO HERBA-
CEO COM 12 HORAS DE LUZ, 12 HORAS DE NOITE, COM TEMPE-
RATURAS DE 30°C E 20°C RESPECTIVAMENTE E 50 DIAS DE PE-
RÍODO DE MATURAÇÃO DO FRUTO

RESPIRAÇÃO	COMPONENTES(g)		
	CARBOIDRATOS	AMINOACIDOS	CO ₂ DESDOBRADO
CRESCIMENTO	138,5	15,4	44,1
MANUTENÇÃO	26,5	-	39,5
TOTAL	165,4	15,4	83,6

DE MUTSAERS (1976)

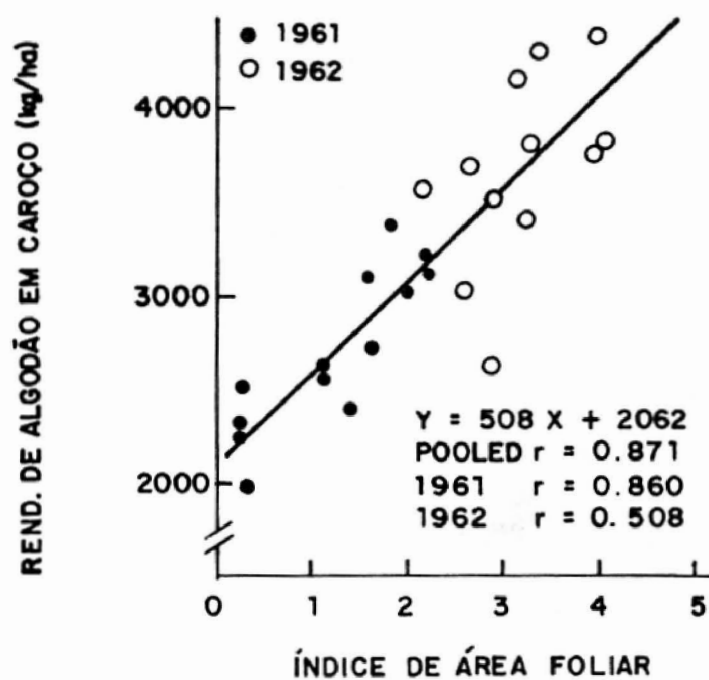


FIGURA 32 – Relacionamento entre o índice de área foliar até os 75 dias da cultura e o rendimento de algodão em caroço. De Ashey et al (1965)

TABELA 14. RELACIONAMENTO ENTRE VÁRIAS CARACTERÍSTICA DO CRESCIMENTO DA PLANTA DO ALGODOEIRO, HERBÁCEO CULTIVAR STONEVILLE 7.

VARIÁVEIS	INÍCIO DA ESTAÇÃO	FINAL DA ESTAÇÃO	INÍCIO DA ESTAÇÃO	FINAL DA ESTAÇÃO
- LAI vs números de frutos jovens	0,886**	0,532**	0,901**	0,830**
- LAI vs números de frutos maduros	0,722**	-0,396*	0,721**	0,341*
- LAI vs número total de frutos	0,563**	0,448**	0,926**	0,774**
- LAI vs altura de planta	0,942**	-0,021 ^{ns}	0,964**	0,338*
- LAI vs fitomassa total	0,987**	0,193	0,987**	-0,721**
- Altura de planta vs número total de frutos	0,909**	0,007	0,921**	0,253

ns: Não significativo a nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

*: Significativo a nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

** : Significativo a nível de 1% de probabilidade pelo teste t.

De ASHLEY et al. (1965).

TABELA 15. EFEITOS DA POPULAÇÃO DE PLANTAS NO NÍVEL DE CARBOI
DRATOS TOTAL DISPONÍVEL (NCTD)

POPULAÇÕES (PLANTAS/M ²)	MG NCTD/G TECIDO	
	1971	1972
7,4	92,6 A	88,8 A
14,8	94,3 A	78,7 B
22,2	84,9 A	75,1 B

EM CADA COLUMNA, MÉDIAS SEGUIDAS DE MESMA LETRA NÃO DIFEREM EN
TRE SI A NÍVEL DE 5% PELO TESTE DE STUDENT-NEWMAN-KEULS

DE SALEEM & BUXTON (1976)

tual, em termos de rendimento econômico do algodoeiro. Devido aos problemas nutricionais envolvendo relação fonte e dreno e outros já comentados, a produtividade da cultura do algodoeiro depende fundamentalmente dos três primeiros pontos frutíferos de cada ramo simpodial, especialmente do primeiro e do segundo. Nos Estados Unidos da América do Norte, em condições irrigadas Mauney (1979), verificou que os frutos de primeiro ponto participaram com 73% da produção, os de segundo ponto com 24% e os de terceiro com somente 2% da produção da cultura, e Kerby et al. (1987), citados por Bourland & Watson (1990) com cultivares tipo Acala, na Califórnia, USA, verificaram que mais de 80% da produção foram de frutos localizados nas primeira e segunda posições dos simpódios. Aqui no Brasil, Beltrão et al. (1992), trabalhando com cultivares precoces, verificaram que 87% da produção, foram provenientes de frutos de primeira posição, 12% de frutos de segunda posição e apenas 2% de terceira posição. Da terceira posição em diante a participação é quase nula, pois o "shedding" causado por mecanismos fisiológicos e bioquímicos, envolvendo nutrientes e hormônios, é muito grande. Assim, para uma produtividade satisfatória, mesmo considerando o antagonismo que existe entre o crescimento e o desenvolvimento, é necessário fornecer à planta do algodão condições de crescimento (aumento de fitomassa, via divisão celular e alongamento celular) e posterior diferenciação, domínio do desenvolvimento. Deste modo e como a maior parte da produção é proveniente de frutos de primeira posição, é importante que se forneça à planta condições para ela formar muitos ramos frutíferos e não o crescimento dos ramos frutíferos, pois o "shedding" é bem maior, ou seja, há um relacionamento entre a altura da planta e o número de nós com o número de botões e de frutos por planta (Bruce & Romkens, 1965), conforme pode ser verificado na Figura 33. A importância do número de nós do eixo principal para produtividade do algodoeiro herbáceo pode ser visualizada nas representações gráficas de Mauney (1986), colocadas na Figura 34. Nesta mesma figura pode-se verificar que a maior parte da produção vem de frutos de primeira posição.

É possível se aumentar o rendimento do algodoeiro herbáceo, planta que apresenta grandes limitações internas e

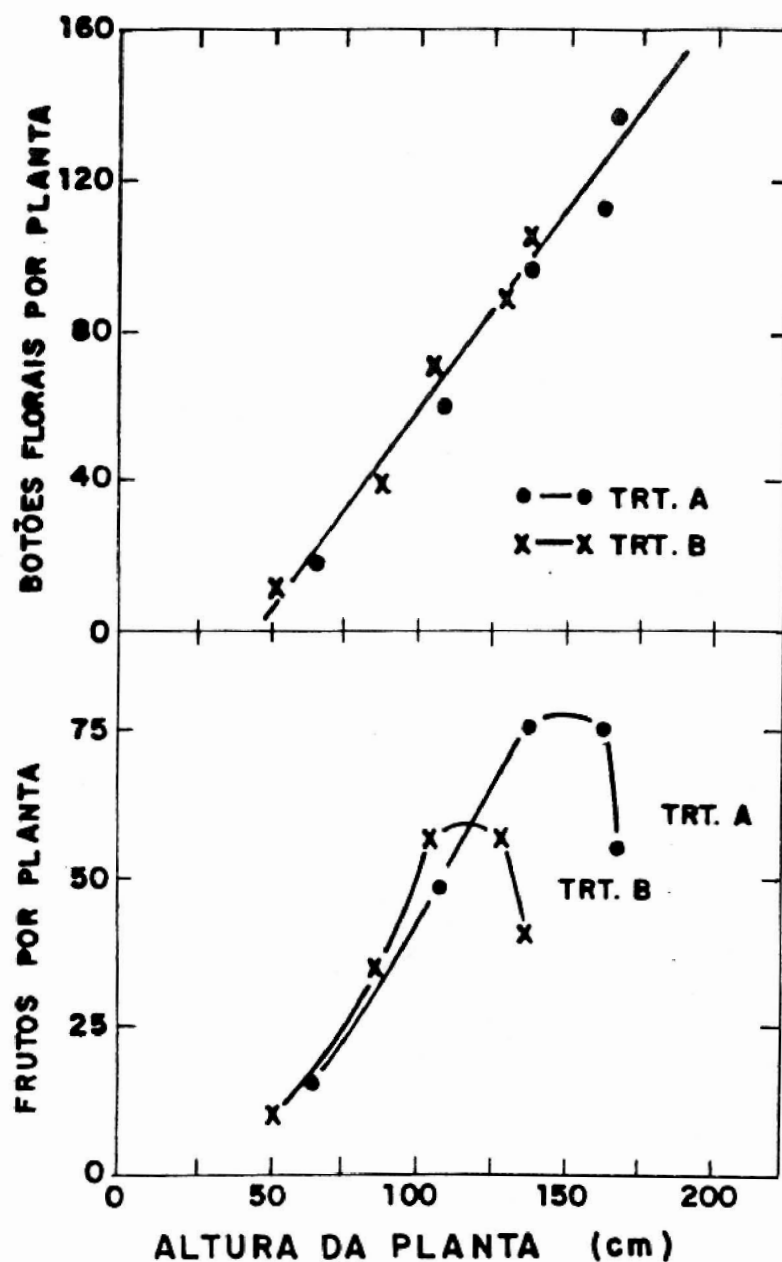


FIGURA 33—Relacionamento entre altura da planta e produção de botões florais (parte superior) e frutos (parte inferior), influenciado por dois níveis de umidade do solo. O tratamento A corresponde a um potencial matricial de $-0,03$ MPa e o B a um de $-0,06$ MPa na zona de 15-45 cm de profundidade. De Bruce & Romkens. (1965).

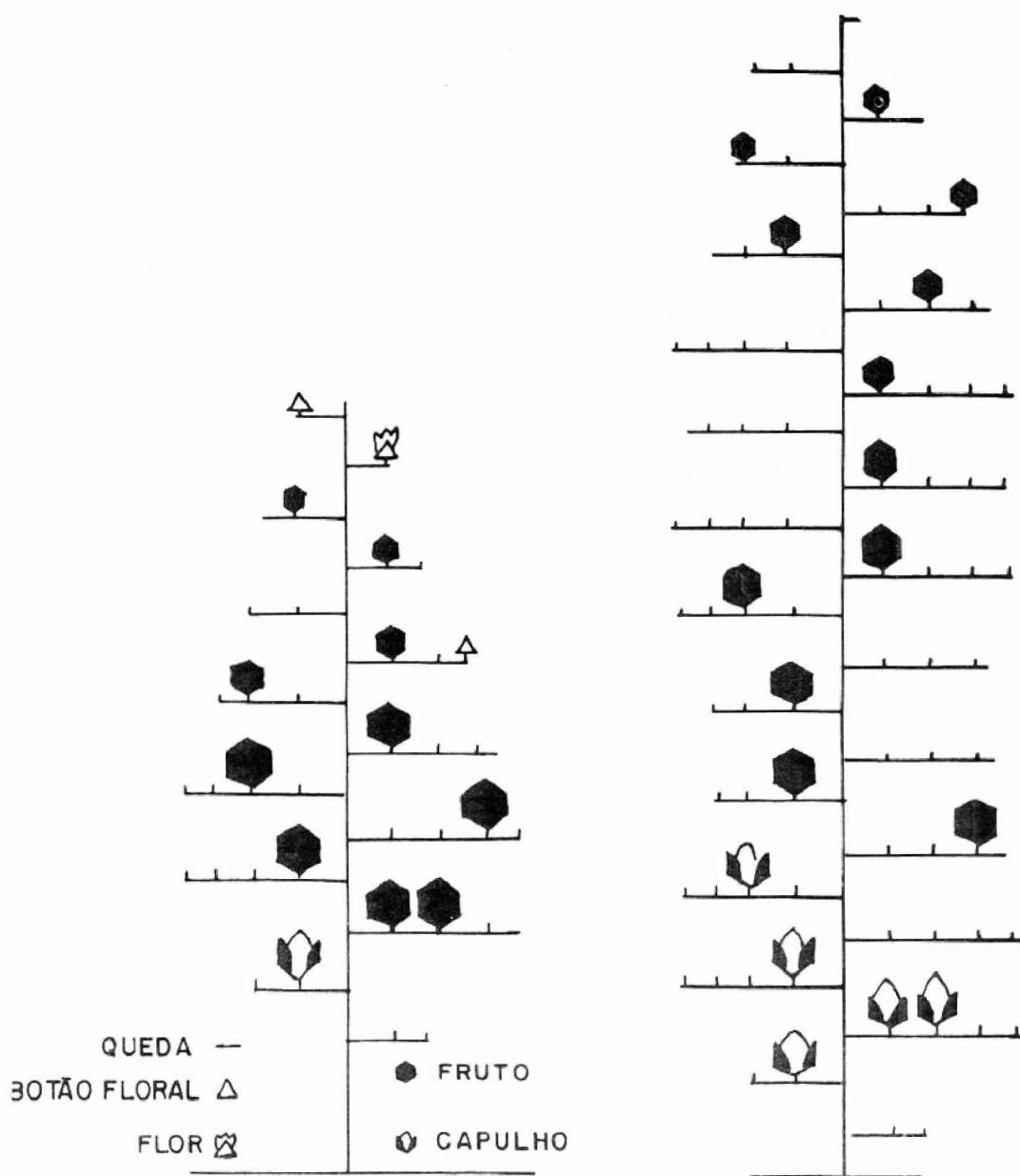


FIGURA 34 – Representação esquemática da localização das estruturas de produção do algodão e quantidade de frutos e capulhos necessários (em média) para rendimento de 1000 kg/ha (esquerda) e de 2000 kg/ha (direita) de fibra. De Mauney, (1986).

externas, sendo que se deve manipular com vários componentes, até que o conhecimento do homem na área fisiológica chegue à fotossíntese no laboratório (Figura 35) quando, quem sabe, a fibra do algodão poderá ser também produzida em condições de laboratório. Atualmente, já é possível a obtenção de fibras de algodão em condições de laboratório, via uso de óvulos fertilizados ou não, utilizando-se solução nutritiva e hormônios do crescimento. Tais trabalhos foram iniciados por Beasley (1971) e continuam em ritmo acelerado, vislumbrando-se descobertas da embriogênese da fibra do algodão, bem como sobre a biossíntese dos componentes da mesma, em especial a celulose, o principal deles. Até que se chegue ao domínio da fotossíntese e outros passos importantes do metabolismo vegetal, aumentando-se o coeficiente de migração das culturas e em particular do algodoeiro, pode-se aproximar do máximo teórico de produtividade desta planta, via elevação na taxa de crescimento foliar (Muramoto et al., 1965), que é muito importante na determinação da taxa de crescimento da cultura e principalmente no aumento na longevidade da folha para reduzir a dissincronia entre atividades das fontes e dos drenos úteis da planta do algodoeiro. De acordo com Wüllschlegel & Oosterhuis (1990) um aumento de 20% na longevidade da folha e de 20% na taxa de fotossíntese líquida aumentaria em 57% o saldo do carbono para os frutos, conforme pode ser observado na Tabela 16. O grande problema é que tais aspectos estão ligados a fatores genéticos, às vezes difíceis de serem manipulados. A intensidade fotossintética, a atividade fotoquímica dos cloroplastos e a área de assimilação da planta (folhas, principalmente) são características genéticas quantitativas, apresentando gens de efeitos aditivos e dominantes, sendo que a overdominância desempenha importante papel no controle genético dessas características (Gaziyants, 1984). Infelizmente, além de ser uma herança controlada por sistemas poligênicos, a baixa intensidade fotossintética é dominante sobre a alta intensidade e o aumento da área foliar por planta, no algodoeiro é controlada por um grupo de gens com diferentes direções de dominância. De acordo com Gaziyants (1984) para complicar ainda mais há forte correlação negativa entre a intensidade fotossintética e a área foliar.

Com o aumento do conhecimento na área de fisiologia

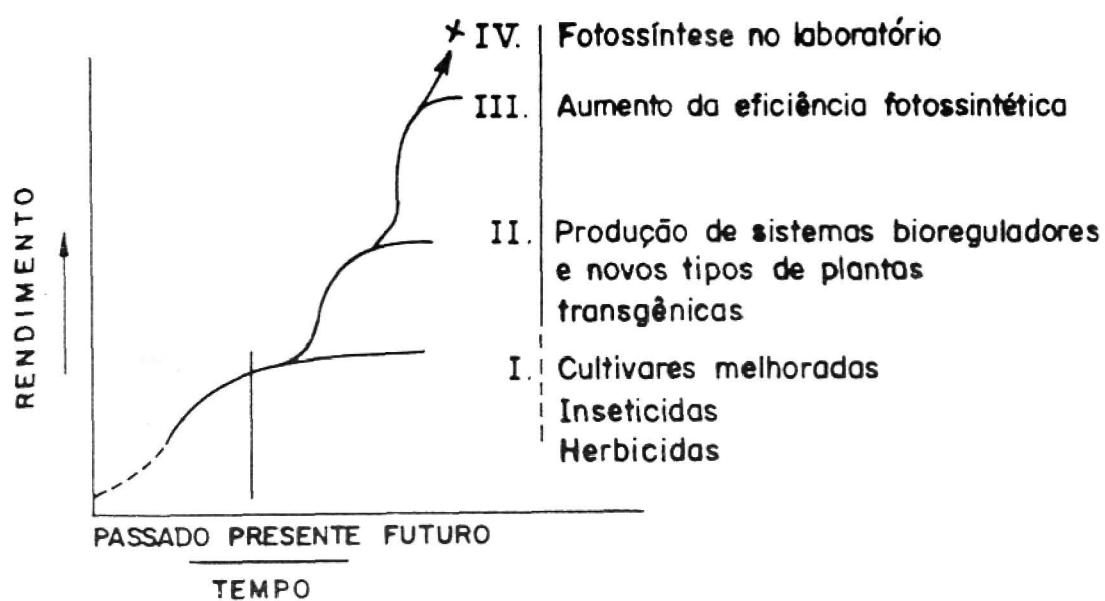


FIGURA 35- Níveis de produtividades das culturas em função do conhecimento humano. De Army & Greer. 1967.

TABELA 16. AVALIAÇÃO DE CINCO DIFERENTES CONDIÇÕES PARA A MELHORIA DA PRODUÇÃO LÍQUIDA DE FOLHAS INDIVIDUAIS DO ALGODÃO.

CONDIÇÃO DA FOLHA	ATRIBUTOS ASSUMIDOS PARA A FOLHA			PROGNÓSTICO DA ECONOMIA DO C DA FOLHA		
	FOTOSÍNTESE μmol m ⁻² s ⁻¹	LONGEVIDADE DIA	ÁREA cm ²	CRESCIMENTO	RESPIRAÇÃO - mg C -	SALDO AUMENTO %
- NORMAL	15	70	95	- 133	- 469	1328
- AUMENTO DE 20% NA LONGEVI- DADE	15	85	95	- 133	- 491	1623
- AUMENTO DE 20% NA FOTOSÍN- TESE LÍQUIDA	18	70	95	- 133	- 469	1717
- AUMENTO DE 20% NA LONGEVIDADE E NA FOTOSÍNTESE LÍQUIDA	18	85	95	- 133	- 503	2091
- AUMENTO DE 20% NA ÁREA FOLIAR	15	70	115	- 192	- 542	1476
						11

De Mullischleger e Oosterhuis (1990)

e da genética molecular é possível que nos próximos anos já se possa vislumbrar cultivares de algodão de maior capacidade de produção e resistentes a quase todas as pragas e doenças, via manipulação do DNA.

VII - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERSON, R.C.; HARING, C.L.; CHANG, N. Effect of plant water status on stomatal activity photosynthesis, and nitrate reductase activity of field grown cotton. Crop Science, v.17, p.81-84, 1977.

ACKERSON, R.C.; KRIEG, D.R. Stomatal and nonstomatal regulation of water use in cotton, corn and sorghum. Plant Physiology, v.60, p.850-853, 1977.

ANDERSON, M.C. Solar radiation and carbon dioxide in the plant communities - conclusions. In: COOPER, J.P. (ed.). Photosynthesis and productivity in different environment. London: Cambridge Univ. Press., 1975. p.345-354. (International Biological Programme, 3).

ANDRIES, J.A.; JONES, J.E.; SLOANE, L.W.; MARSHALL, J. G. Effects of okra leaf shape on boll rot, yield and other important characters of upland cotton **Gossypium hirsutum** L. Crop Science, v.9, p.705-710, 1969.

ANDRIES, J.A.; JONES, J.E.; SLOANE, L.W.; MARSHALL, J. G. Effects of super okra leaf shape on boll rot, yield and other characters of upland cotton **Gossypium hirsutum** L. Crop Science, v.10, p.403-407, 1970.

AOKI, M.; YABUKI, K. Studies on the carbon dioxide enrichment for plant growth. VII. Changes in dry matter production and photosynthetic rate of cucumber during carbon dioxide enrichment. Agricultural Meteorology, v.18, p.475-485,

1977.

ARMY, T.J.; GREER, F.A. Photosynthesis and crop production systems. In: SAN PIETRO, A.; GREER, F.A.; ARMY, T. J. (eds.). Harvesting the sun. New York: Academic Press, 1967. p.321-332.

ASHLEY, D.A.; DOSS, B.D.; BENNETT, O.L. Relation of cotton leaf area index to plant growth and fruiting. Agronomy Journal, v.57, p.61-64, 1965.

ASHLEY, D.A. ¹⁴C-Labeled photosynthate translocation and utilization in cotton plants. Crop Science, v.12, p.69-74, 1972.

BAKER, D.N. Effects of certain environmental factors on net assimilation in cotton. Crop Science, v.5, p.53-56, 1965.

BAKER, D.N.; HESKETH, J.D.; DUNCAN, W.G. Simulation of growth and yield in cotton: I. Gross photosynthesis, respiration and growth. Crop Science, v.12, p.431-435, 1972.

BAKER, D.N.; HESKETH, J.D. Respiration and carbon balance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). In: BELTWIDE COTTON PRODUCTION RESEARCH CONFERENCES, 1969. Proceedings. Memphis: National Cotton Council, 1969. p.60-64.

BAKER, D.N.; MEYER, R.E. Influence of stand geometry on light interception and net photosynthesis in cotton. Crop Science, v.6, p.15-19, 1966.

BAR-AKIVA, A.; SAGIV, J.; LESHEM, J. Nitrate reductase activity as an indication for assessing the nitrogen requirement of grass crops. Journal Science of Agricultural, v.21, p. 405-407, 1970.

BARREIRO NETO, M.; SOUZA, J.G.de; BRAGA SOBRINHO, R.; VIEIRA, R.de M. Arquitetura da planta e queda de botões, flores e frutos em algodoeiro herbáceo tolerante à seca. Pesquisa

Agropecuária Brasileira, v.18, n.10, p.1085-1088, 1983.

BEASLEY, C.A. In vitro culture of cotton ovules. Bio Science v.21, p.906-907, 1971.

BELTRÃO, N.E.de M.; NÓBREGA, L.B.da; VIEIRA, D.J.; AZEVEDO, D.M.P.de; SOUZA, R.F.de. Crescimento e desenvolvimento do algodoeiro herbáceo de curta duração cultivar CNPA Precoce, no Sertão paraibano. Pesquisa Agropecuária Brasileira, v.25, n.7, p.991-1001, 1990.

BELTRÃO, N.E.de M.; NÓBREGA, L.B.da; ARAÚJO, J.D.de. Participação das folhas subtendidas e folhas dos ramos em três cultivares de algodoeiro herbáceo. In: EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa do Algodão. (Campina Grande, PB). Relatório técnico 1985-1986. Campina Grande: 1988. p.158-162.

BELTRÃO, N.E.de M.; OLIVEIRA, F.de A.; CAMPOS, T.G.da S.; SANTOS, J.W.dos; FORMIGA, H.M.S.; ARAÚJO, J.D.de. Participação dos frutos de acordo com suas posições na planta na produtividade do algodoeiro herbáceo em diversos níveis de umidade do solo. In: EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa do Algodão. (Campina Grande, PB). Relatório técnico anual 1990-1991. Campina Grande: 1992. p.184-186.

BENDALL, D.S.; HILL, R. Haerm-proteins in photosynthesis. Annual Review Plant Physiology, v.19, p.167-186, 1968.

BENEDICT, C.R.; HALL, J.D.; KOHEL, R.J. Incorporation of ^{14}C -photosynthate into developing cotton bolls. Crop Science, v.13, p.88-91, 1973.

BENEDICT, C.R. Physiology. In: KOHEL, R.J.; LEWIS, C. F.; (eds.). Cotton. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1984. p.151-200.

BENEDICT, C.R.; SMITH, R.M.; KOHEL, R.J. Incorporation of ^{14}C -photosynthate into developing cotton bolls, *Gossypium hirsutum* L. Crop Science, v.13, n.6, p.88-91, 1973.

- BEST, R. Production factors in the tropics. Netherlands Journal of Agricultural Science, v.10, p.347-353, 1962.
- BLACK Jr., C.C. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. Annual Review Plant Physiology, v.24, p.253-286, 1973.
- BLACKMAN, F.F. Optima and limiting factors. Annals of Botany, v.19, n.74, p.281-285, 1905.
- BOHENING, R.H.; BURNSIDE, C.A. The effect of light intensity on apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. American Journal Botany, v.43, p.557-561, 1956.
- BOURLAND, F.M.; WATSON Jr., Y.E. Cotmap. a technique for evaluating structure and yield of cotton plants. Crop Science, v.30, p.224-226, 1990.
- BRIGGS, L.J.; SHANTZ, H.L. Relative water requirements of plants. Journal Agricultural Research, v.3, p.1-64, 1914.
- BROWN, K.J. Factors affecting translocation of carbohydrate in cotton: Movement to the fruiting bodies. Annals of Botany, v.32, p.703-713, 1973.
- BROWN, K.J. Translocation of carbohydrate in cotton: movement to the fruiting bodies. Annals of Botany, v.32, p.702-713, 1968.
- BRUCE, R.R.; ROMKENS, C.D. Cotton fruiting as affected by soil moisture regime. Agronomy Journal, v.54, p.15-18, 1965.
- CONN, E.E.; STUMPF, P.K. Introdução à bioquímica. 4.ed. São Paulo: Edgard Blücher, 1980. p.341-364.
- CONSTABLE, G.A.; RAWSON, H.M. Carbon production and utilization in cotton: Inferences from a carbon budget. Australian Journal Plant Physiology, v.7, p.539-553, 1980a.

- CONSTABLE, G.A.; RAWSON, H.M. Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. Australian Journal Plant Physiology, v.7, p.89-100, 1980b.
- CROCOMO, O.J. Assimilação do nitrogênio pelas plantas. In: FERRI, M.G. (Coord.) Fisiologia Vegetal. São Paulo: Pedagógica e Universitária. 1979. v.1, p.179-207.
- CROWTHER, F. Studies in growth analysis of the cotton under irrigation in the Sudan; effects of different combinations of nitrogen applications and water-supply. Annals of Botany, v.48, p.877-913, 1934.
- DALE, J.E. Investigation into the stomatal physiology of upland cotton. Annals of Botany, v.25, p.38-50, 1961.
- DUNCAN, W.G. Leaf angles, leaf area and canopy photosynthesis. Crop Science, v.11, p.482-485, 1971.
- EATON, F.M.; RIGLER, N.E. Effect of light intensity, nitrogen supply and fruiting on carbohydrate utilization by the cotton plant. Plant Physiology, v.20, p.380-411, 1945.
- ELLIS, R.J. The most abundant protein in the world. Trends Biochem Science, v.4, p.241-244, 1979.
- ELMORE, C.D. Contributions of the capsule wall and bracts to the developing cotton fruit. Crop Science, v.13, p.751-752, 1973.
- ELMORE, C.D.; HESKETH, J.D.; MURAMOTO, H. A survey of rates of leaf growth, leaf aging and leaf photosynthesis rates among and within species. Journal Arizona Academic Science, v.4, p.215-219, 1967.
- EL-SHARKAWY, M.; HESKETH, J.D. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO₂ diffusion resistances. Crop Science, v.5, p.517-521, 1965.

- EL-SHARKAWY, M.; HESKETH, M.J.; MURAMOTO, H. Leaf photosynthetic rates and other growth characteristics among 26 species of Gossypium. Crop Science, v.5, p.173-175, 1965.
- ETHERINGTON, J.R. Environment and plant ecology. New York: John Willey, 1975. p.276-308.
- GAZIYANTS, S.M. Diallele analysis of photosynthetic activity in cotton. Soviet Genetics, v.19, p.1352-1357, 1984.
- GRIDI-PAPP, I.L. Botânica e genética. In: NEVES, O.S. et al. Cultura e adubação do algodoeiro. São Paulo: Instituto Brasileiro de Potassa, 1965. p.117-160.
- GUINN, G. Causes of square and boll shedding in cotton. Washington: U.S. Department of Agriculture, 1982. 21p. (USDA, Technical Bulletin, 1972).
- GUINN, D.; HUNTER, R.E. Root temperature and carbohydrate status of young cotton plants. Crop Science, v.8, p.67-70, 1968.
- HARPER, L.A.; BAKER, D.N.; BOX Jr., J.E. Fertilize the air over a field. Crop and Soil Magazine, v.26, p.8-9, 1973a.
- HARPER, L.A.; BAKER, D.N.; BOX Jr., J.E.; HESKETH, J.D. Carbon dioxide and the photosynthesis of field crops. A tracer examination of turbulent transfer theory. Agronomy Journal, v.65, p.574-578, 1973c.
- HARPER, L.A.; BAKER, D.N.; BOX Jr., J.E.; HESKETH, J.D. Carbon dioxide and the photosynthesis of field crop. A metered carbon dioxide release in cotton under field conditions. Agronomy Journal, v.65, p.7-11, 1973b.
- HARTT, C.E.; KORTSCHAK, J.P. Translocation of ^{14}C in the sugarcane plant during the day and night. Plant Physiology, v.42, p.82-94, 1967.
- HEARN, A.B. Crop physiology. In: ARNOLD, M.H. (ed.). Agricultural research for development; The Namulonge contribution. London, England: Cambridge University Press, 1976.

p.76-122.

HEARN, A.B.; CONSTABLE, G.A. Cotton, In: GOLDSWORTHY, P. R.; FISHER, N.M. (eds.). The physiology of tropical field crops. New York: John Wiley, 1984. p.495-527.

HESKETH, J.D. BAKER, D.N.; DUNCAN, W.G. Simulation of growth and yield in cotton: respiration and the carbon balance. Crop Science, v.11, p.394-398, 1971.

HESKETH, J.D. Effects of light and temperature during plant growth on subsequent leaf CO₂ assimilation rates under standard conditions. Australian Journal Biology Science, v.21, p.235-241, 1968.

HESKETH, J.D. Enhancement of photosynthetic CO₂ assimilation in the absence of oxygen as dependent upon species and temperature. Planta, Berl., v.76, p.371-374, 1967.

HESKETH, J.D.; BAKER, D.N. Light and carbon assimilation by plant communities. Crop Science, v.7, p.285-293, 1967.

HIPKINS, M.F. Photosynthesis. In: WILKINS, M.B. (ed.). Advanced plant physiology. Massachusetts: Pitman Publishing, 1984. p.219-284.

HOFSTRA, G.; NELSON, C.D. A comparative study of translocation of assimilated ¹⁴C from leaves of different species. Planta, v.88, p.103-112, 1969.

HORROCKS, R.D.; KERBY, T.A.; BUXTON, D.R. Carbon source for developing bolls in normal and superokra leaf cotton. New Phytologist, v.80, n.2, p.335-340, 1978.

JENSEN, R.G. The biochemistry of photosynthesis. In: MAUNEY, J.R.; STEWART, J. McD. (eds.). Cotton physiology. Memphis, Tennessee: The Cotton Foundation Publisher, 1986. p.157-182.

JONES, J.E. Effect of morphological characters of cotton on

- insects and pathogens. In: BELTWIDE COTTON PRODUCTION RESEARCH CONFERENCE, 1972. Memphis, Tennessee. Proceedings. Memphis: National Cotton Council, 1972. p.88-92.
- JONES, J.E.; WEAVER, J.B.; SHUSTER, M.F. Plantas resistentes ao bicudo. In: BARBOSA, S.; LUKEFAHR, M.J.; BRAGA SOBRI-NHO, R. (eds.). O bicudo do algodoeiro. Brasília: EMBRAPA, 1986. p.221-249. (EMBRAPA-DDT. Documentos, 4).
- KARP, G. Cell biology; photosynthesis and the chloroplast. New York: McGraw-Hill, 1979. p.378-470.
- KASANAGA, H.; MONSI, M. On the light transmission of leaves and its meaning of the production of matter in plant community. Japanese Journal of Botany, v.14, p.304-324, 1954.
- KEIM, K.R.; QUISENBERRY, J.E.; RAY, C.A. Heritability of leaf characteristics in upland cotton. Crop Science, v.25, p.291-293, 1985.
- KRENZER Jr., E.G.; MOSS, D.N. Carbon dioxide enrichment effects upon yield and yield components in wheat. Crop Science, v.15, p.71-74, 1975.
- KRIEG, D.R.; SUNG, J.F.M. Source-sink relations as affected by water stress during boll development. In: MAUNEY, J.R.; STEWART, J. McD. (eds.). Cotton physiology. Memphis, Tennessee: The Cotton Foundation Publisher, 1986. p.73-77.
- KRIZEK, D.T. Photosynthesis, dry matter production and growth in CO₂ - enriched atmospheres. In: MAUNEY, J.R.; STEWART, J. McD. (eds.). Cotton physiology. Memphis, Tennessee: The Cotton Foundation Publisher, 1986. p.193-225.
- KVET, J.; ONDOCK, J.P.; NECAS, J.; JARVIS, P.G. Methods of growth analysis. In: SESTAK, Z.; CATSKY, J.; JARVIS, P.G., eds. Plant photosynthetic production; manual of methods. Haia: W. Junk N.V., 1971. p.343-391.
- LANG, A.R.G. Leaf orientation of a cotton plant. Agricultural

- Meteorology, v.1, p.37-51, 1973.
- LARCHER, W. Physiological plant ecology. New York. Springer-Verlag, 1975. p.20-90.
- LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Maximum crop productivity: An estimate. Crop Science, v.3, p.67-72, 1963.
- LUDWIG, L.J.; SAEKI, T.; EVANS, L.T. Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area. Australian Journal Biology Science, v.18, p. 1103-1118, 1965.
- MAGALHÃES, A.C.N. Fotossíntese. In: FERRI, M.G. (Coord.). Fisiologia Vegetal. São Paulo: Pedagógica e Universitária, 1979. v.1, p.117-163.
- MARINI, A.; EPHRATH, J. Penetration of radiation into cotton crop canopies. Crop Science, v.25, n.2, p.309-313, 1985.
- MAUNEY, J.R. Anatomy and morphology of cultivated cottons. In: KOHEL, R.J.; LEWIS, C.F. (eds.). Cotton. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1984. p.59-79.
- MAUNEY, J.R.; FRY, K.E.; GUINN, G. Relationship of photosynthetic rate of growth and fruiting of cotton, soybean, sorghum and sunflower. Crop Science, v. 18, p.259-263, 1978.
- MAUNEY, J.R.; GUINN, G.; FRY, K.E.; HESKETH, J.D. Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower, and sorghum. Photosynthetic, v.13, p.260-266, 1979.
- MAUNEY, J.R. Vegetative growth and development of fruiting rites. In: MAUNEY, J.R.; STEWART, J.McD. (eds.). Cotton physiology. Memphis Tennessee: The Cotton Foundation Publisher, 1986. p.11-28.
- McARTHUR, J.A.; HESKETH, J.D.; BAKER, D.N. Cotton. In: EVAN, L.T. (ed.). Crop physiology; Same case histories. London: Cambridge University Press, 1975. p.297-325.
- MENDIS, M.P. Accumulation of dry matter and yield of cotton

under various conditions of plant density. Plant Physiology, v.2, p.1-52, 1955.

MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. Principles of plant nutrition. Worblaufen-Bern/Switzerland: International Potash Institute, 1979. 593p.

MEREDITH Jr., W.R. Quantitative genetics. In: KOHEL, R. J.; LEWIS, C.F. (eds.). Cotton. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1984. p.131-150.

MITCHELL, R.L. Crop growth and culture. Iowa: Iowa University Press, 1970. 349p.

MOREIRA, J.de A.N.; SILVA, F.P.; STITH, L.S. Efeitos da autofecundação controlada e da polinização livre sobre a produção e comprimento da fibra no algodão mocó, *Gossypium hirsutum* L. ~~marie galante~~ Hutch. In: UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ. Estudos básicos, melhoramento genético e experimentação com o algodoeiro moco. Fortaleza: 1973. p. 22-33 (Relatório Técnico).

MORRIS. D.A. Photosynthesis by the capsule wall and bracteoles of the cotton plant. Empire Cotton Grower Review, v. 42, p.49-51, 1964.

MOTA, F.S.da. Meteorologia agrícola, 2.ed. São Paulo: Nobel, 1976. 376p.

MURAMOTO, H.; HESKETH, J.D.; ELMORE, C.D. Leaf growth, leaf aging, and leaf photosynthetic rates of cotton plants. In: BELTWIDE COTTON PRODUCTION RESEARCH CONFERENCES, 1967. Dallas, Texas. Proceedings. Memphis: National Cotton Council, 1967. p.161-165.

MURAMOTO, H.; HESKETH, J.; EL-SHARKAWY, M. Relationships among rate of leaf area development, photosynthetic rate and rate of dry matter production among american cultiva

- ted cottons and other species. Crop Science, v.5, p. 163-166, 1965.
- MUTSAERS, H.J.W. Growth and assimilate conversion of cotton bolls (*Gossypium hirsutum* L.). 1. Growth of fruits and substrate demand. Annals Botany, v.40, p.301-315, 1976.
- MYERS, J. Enhancement studies in photosynthesis. Annual Review Plant Physiology, v.22, p.289-312, 1971.
- NILES, G.A.; FEASTER, C.V. Breeding. In: KOHEL, R.J.; LEWIS, C.F. (eds.). Cotton. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1984, p.201-231.
- OAKS, A.; WALLACE, W.; STEVENS, D. Synthesis and turnover of nitrate reductase in corn roots. Plant physiology, v. 50, p.649-659, 1972.
- ODUM, E.P. Ecologia. São Paulo: Pioneira, 1969. p.99-113.
- PEGELOW Jr., E.J.; BUXTON, D.R.; BRIGGS, R.E.; MURAMOTO, H.; GENSLER, W.G. Canopy photosynthesis and transpiration of cotton as affected by leaf type. Crop Science, v.17, p. 1-4, 1977.
- PEREZ, A.; MENDONZA, A. Morfología y fisiología. In: ALCARAZ, G.A. (ed.). Bases técnicas para el cultivo del algodón en Colombia. 4ed. Bogotá: Federación Nacional de Algodoneros, 1990. p. 17-37.
- PERRY, S.W.; KRIEG, D.R. Gross: net photosynthesis ratios of cotton as affected by environment and genotype. In: BELT WIDE COTTON PRODUCTION RESEARCH CONFERENCE, 1981. Proceedings. Memphis: National Cotton Council, 1981. p.51-52.
- RAPER Jr., C.D.; PEEDIN, G.F. Photosynthetic rate during steady-state growth as influenced by carbon-dioxide concentration. Botany Gazeta, v.139, p.7-149, 1978.

- SABBE, W.E.; CATHEY, G.W. Translocation of labelled sucrose from selected cotton leaves. Agronomy Journal, v.61, n.3, p.436-438, 1969.
- SAEKI, T. Interrelationships between leaf amount light distribution, and total photosynthesis in a plant community. Botanical Magazine, v.73, p.404-408, 1960.
- SALEEM, M.B.; BUXTON, D.R. Carbohydrate status of manow row cotton as related to vegetative and fruit development. Crop Science, v.16, p.523-526, 1976.
- SATHE, B.V. Contribution of bracts in boll development of **Gossypium hirsutum** and **Gossypium arborium** cottons. Indian Journal Plant Physiology, v.24, n.2, p.134-136, 1981.
- SCHRADER, L.E.; RITENOUR, G.L.; EILRICH, G.L.; HAGEMAN, R.H. Some characteristics of nitrate reductase from higher plants. Plant physiology, v.43, p.930-940, 1968.
- SHANMUGHAM, K.; HANUMANTHA, R.H.K.; SESHADRI, V. The influence of leaf shape on growth and yield attributes in upland cotton. Indian Journal Agriculture Science, v.50, n.10, p.736-744, 1980.
- SOUZA, J.G.de; BELTRÃO, N.E.de M. Modificações bioquímicas e fisiológicas em folhas de algodoeiro durante o crescimento da planta. In: EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa do Algodão. (Campina Grande, PB). Relatório técnico anual - 1983-1984. Campina Grande: 1985. p.231-234.
- SOUZA, J.G.de; SILVA, J.V.da. Partição de assimilados nos algodoeiros de folhas super-okra e normal. Pesquisa Agropecuária Brasileira. v.26, n.11/12, p.1937-1945, 1991.
- SOUZA, J.G.de; SILVA, J.V.da. Estudo do metabolismo no algodoeiro: I. Partição dos carboidratos em algodoeiro (**Gossypium hirsutum** L.r.**latifolium** Hutch.). In: EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa do Algodão. (Campina Grande, PB).

Relatório técnico anual 1985-1986. Campina Grande: 1988. p.147-150.

SOUZA, J.G.de; SILVA, J.V.da. Estudos fisiológicos sobre a produtividade do algodoeiro. In: EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa do Algodão (Campina Grande, PB). Relatório técnico anual 1985-1986. Campina Grande: 1988, p.153-157.

SOUZA, J.G.; SILVA, J.V. da. Efeito da supressão em diferentes folhas e partição de assimilados no algodoeiro. In: EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa do Algodão (Campina Grande, PB). Relatório técnico anual 1987-1989. Campina Grande; 1991. p.98-102.

STREET, H.E.; ÖPIK, H. Fisiologia das angiospermas; crescimento e desenvolvimento. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1974. 332p.

STOSKOPF, N.C. Understanding crop production. Reston, Virginia: Reston Publishing Company, 1981. p.91-111.

THORNLEY, J.H.M.; HESKETH, J.D. Growth and respiration in cotton bolls. Journal Applied Ecology, v.9, p. 315-317, 1972.

WADDLE, B.A. Crop growing practices. In: KOHEL, R.J.; LEWIS, C.F. (eds.). Cotton. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1984. p.233-263 (Séries Agronomy, 24).

WITTEW, S.H. Carbon dioxide fertilization of crop plants. In: CUPTA, U.S. (ed.). Crop physiology. New Delhi, India: Oxford and IBH Pub. Co., 1978. p.310-333.

WONG, S.C. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ e C₄ plants. Oecologia, v. 44, p.68-74, 1979.

- WONG, S.C. Effects of elevated partial pressure of CO₂ on rate of CO₂ assimilation and water use efficiency in plants. In: PEARMAN, G.I. (ed.). Carbon dioxide and Climate. Canberra, Australia: Australia Research, Australian Academy, 1980. p.159-166.
- WULLSCHLEGER, S.D.; OOSTERHUIS, D.M. Photosynthetic carbon production and use by developing cotton leaves and bolls. Crop Science, v.30, p.1259-1264, 1990.
- ZELITCH, I. Photosynthesis, protorespiration and plant productivity. New York: Academic Press, 1971. 347p.